P. 160
(1 ex.)

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XL

FASCICULE 5

H. GENEST - VILLARD

DÉVELOPPEMENT DU CRÂNE D'UN BOÏDÉ : SANZINIA MADAGASCARIENSIS

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V°)

1966

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie. Tome XL, Fascicule 5. — 1966

DÉVELOPPEMENT DU CRÂNE D'UN BOÏDÉ : SANZINIA MADAGASCARIENSIS

par

Huguette GENEST-VILLARD

INTRODUCTION

C'est en 1839 que RATHKE a, pour la première fois, décrit la formation d'un chondrocrâne en étudiant le développement de *Tropidonotus natrix (= Natrix natrix)*. Par la suite, d'autres auteurs (PARKER, 1870 ; GAUPP, 1902 ; PEYER, 1912 ; BÄCKSTRÖM, 1931 ; TSCHEKANOWSKAJA, 1936) ; ont repris les mêmes recherches sur la même couleuvre et sur *Vipera aspis* à l'exclusion d'autres espèces. C'est ainsi qu'en 1937, DE BEER, faisant la somme de ces travaux, admettait que le développement des Ophidiens en général était, compte tenu de sa simplicité, identique à celui des deux autres espèces citées.

Plus récemment, d'autres chercheurs comme BELLAIRS (1949) et PRINGLE (1954) n'ont signalé que des différences infimes entre le développement du crâne des espèces qu'ils ont étudiées et celui de *Natrix* et *Vipera*. La raison en est, en toute probabilité, que ces espèces appartenaient à des groupes évolués, Colubridés et Viperidés, dont les genres *Natrix* et *Vipera* font précisément partie.

Par contre, le développement des groupes primitifs comme celui des Boïdés n'a, jusqu'à présent, fait l'objet d'aucun travail suivi. Aussi est-ce dans l'espoir de trouver certaines différences entre l'embryogenèse d'un serpent considéré comme peu évolué et, notamment, de mettre en évidence l'existence d'un chondrocrâne primitif ayant subi moins de réductions que celui des Ophidiens supérieurs, que, sur la suggestion de M. le Professeur Ch. DEVILLERS, nous avons entrepris l'étude du développement de *Sanzinia madagascariensis*, unique représentant de ce genre de Boïnés.

Parmi les œufs de *Sanzinia* que nous avait procurés M. le Docteur BRYGOO, Directeur de l'Institut Pasteur de Tananarive, que nous sommes heureux de remercier ici, trois stades seulement étaient représentés. Par bonheur, ils étaient suffisamment échelonnés pour nous donner une idée complète et assez précise de la formation de la tête osseuse de ce

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

serpent. Dans le premier de ces stades, certains éléments sont encore mésenchymateux ; dans le deuxième, le chondrocrâne est déjà très complet et l'ossification apparaît ; dans le troisième enfin, qui précède de peu l'éclosion, la tête osseuse est nettement formée tout en conservant d'importantes traces du chondrocrâne.

LISTE DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES

A.C.	*aditus conchae.*
A.O.	artère orbitaire.
A.OCC.	arc occipital.
B.CT.	bandelette cartilagineuse.
B.M.D.	branche mandibulaire du nerf trijumeau.
B.MX.	branche maxillaire du nerf trijumeau.
B.P.L. ou B.L.P.	branche latérale du nerf profond ethmoïdal.
B.P.M. ou B.M.P.	branche médiane du nerf profond ethmoïdal.
B.OCC.	basioccipital.
B.OL.	bulbe olfactif.
B.SP.	basisphénoïde.
C.C.O.AN.	capsule de la chambre olfactive annexe.
C.EC.	cartilage ectochoanal.
CH.	cochlée.
CH.E.	choane externe.
CH.INT.	choane interne.
CH.O.	chiasma optique
CH.T.	*chorda tympani.*
C.HYP.	cartilage hypochoanal.
C.I.	carotide interne.
CL.L.	canal lacrymal.
CL.PB.	canal parabasal.
C.M.	cartilage de Meckel.
C.N.	concha nasale.
COL.	columelle.
C.OL.	chambre olfactive.
C.O.J.	cartilage de l'organe de Jacobson.
C.O.ZN.	chambre olfactive annexe.
C.P.	cartilage parasceptal.
C.S.	*crista sellaris.*
C.S.P.	canal semi-circulaire postérieur.
C.ST.	cartilage supra-trabéculaire.
C.SYN.	cavité synoviale.
C.V.	cavum vestibulaire.
E.OCC.	exoccipital.
E.PT.	ectoptérygoïde.
EP.S.	épithélium sensoriel.
F.AD.	*fenestra adbehens.*
F.BC.	fenêtre basicrânienne.
F.EP.	foramen épiphanial.
F.F.	foramen facial.
F.HYP.	fenêtre hypophysaire.
F.J.	*foramen jugularis.*
F.L.	fenêtre endolymphatique.
F.M.	fissure métotique.
F.MA.	*foramen magnum.*
F.M.O.	*foramen magnum orbitale.*
F.N.	*fenestra narina.*
F.O.	fenêtre ovale.
FR.	frontal.
F.S.	fibres sensorielles.
G.V_1	ganglion du nerf V_1.
G.N.	glande nasale.
I.PRO.	incisure prootique.
L.	latérosphénoïde +.
C.L.N.	lumière de la concha nasale.
L.INT.	lamelle intercalaire.
L.O.N.	lame orbito-nasale.
L.T.A.	lame transversale antérieure.
MES.	mésenchyme.
MX.	maxillaire.
NA.	nasal.
N.INT.	nodule intercalaire.
N.SBT.	nodule sub-trabéculaire.
N.ST.	nodule supra-trabéculaire.
O.J.	organe de Jacobson.
OPTO.	opistotique.
ORB.	orbite.
OR.OJ. + CL.L.	orifice de l'organe de Jacobson et du canal lacrymal.
PA.	pariétal.
P.A.I.	processus alaire inférieur.
PAL.	palatin.
P.A.S.	processus alaire supérieur.
P.B.	plateau basal.
P.BT.	processus basi-trabéculaire.
P.L.	paroi latérale de la capsule nasale.
P.L.P.	paroi latérale postérieure de la capsule nasale.
PMX.	prémaxillaire.
P.Q.	processus du carré.
PR.FR.	préfrontal.
PRO.	procartilage.
PROO.	prootique.
PT.FR.	postfrontal.
PSP.	parasphénoïde.
PT.	ptérygoïde.

Source : MNHN, Paris

Q. carré.
R.P.L. repli de la parol latérale de la capsule nasale.
R.S.T. *recessus scalae tympani.*
SAC. saccule.
S.L. sillon latéral de la chambre olfactive.
S.M.T. sillon médian du toit de la capsule nasale.
SMX. septo-maxillaire.
S.N. septum nasal.
S.N.PH. sillon naso-pharyngé.
S.OR. sinus orbitaire.
S.TP. supratemporal.
T. toit de la capsule nasale.
T.P. *tectum posteriorus.*
TRA, trabécule.
UT. utricule.
V.C.L. *vena capitis lateralis* (veine jugulaire interne).
VO. vomer.
Z.A. *zona anularis.*
II nerf optique.
V_1 branche ophtalmique du nerf trijumeau ou nerf profond.
V_2 branche maxillaire du nerf trijumeau.
V_3 branche mandibulaire du nerf trijumeau.
VI nerf oculaire externe ou *abducens.*
VII hmd. branche hyomandibulaire du nerf facial.
VII pal. branche palatine du nerf facial.
VIII nerf auditif.
IX nerf glossopharyngien
X nerf vague.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE
DESCRIPTION

PREMIER STADE

(Tête de 7 mm de longueur)
(fig. 1-2)

Chez les plus jeunes embryons examinés, la plupart des éléments du chondrocrâne sont présents, certains d'entre eux étant encore mésenchymateux.

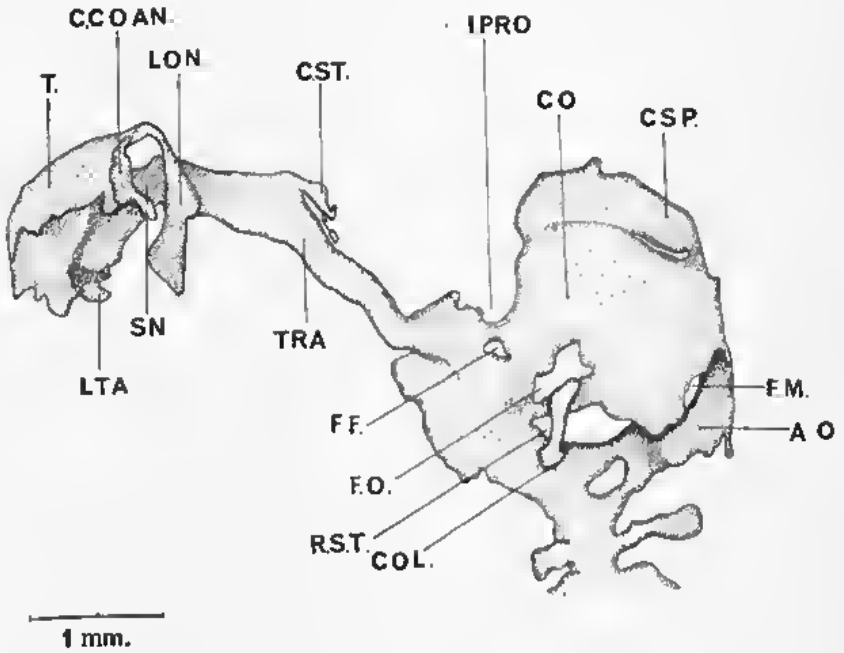


FIG. 1. — Reconstruction en vue latérale du chondrocrâne au premier stade.

LA CAPSULE NASALE

La capsule nasale, courte et arrondie, et le septum nasal qui en constitue l'axe médian sont fortement inclinés vers l'avant.

Le toit de la capsule, déjà très développé, se continue sur la ligne médiane dans le septum nasal. Les bords du toit qui descendent légèrement de chaque côté des sacs olfactifs, amorcent un début de paroi latéro-dorsale.

La capsule n'a pas de plancher cartilagineux à l'exception du petit processus envoyé vers l'arrière par l'extrémité antérieure du septum nasal, au-dessous de l'organe de Jacobson.

Source : MNHN, Paris

Dans la partie postérieure, le toit de la capsule nasale est percé d'une large fenêtre qui représente à la fois la *fenestra advehens* et la *fenestra evehens*, permettant l'entrée du nerf profond ethmoïdal et la sortie des fibres sensorielles. A ce niveau la paroi latérale de chaque sac olfactif, compliqué par une chambre annexe, ne présente que quelques ébauches de chondrification.

Cette portion postérieure de l'organe olfactif n'est protégée dorsalement que par une lame cartilagineuse étroite, mais elle est nettement séparée de la région orbitaire par une lame orbito-nasale bien développée.

Dès ce stade, les chambres olfactives principales et annexes, l'organe de Jacobson et le canal lacrymal paraissent achevés et sont donc en avance sur leur enveloppe cartilagineuse.

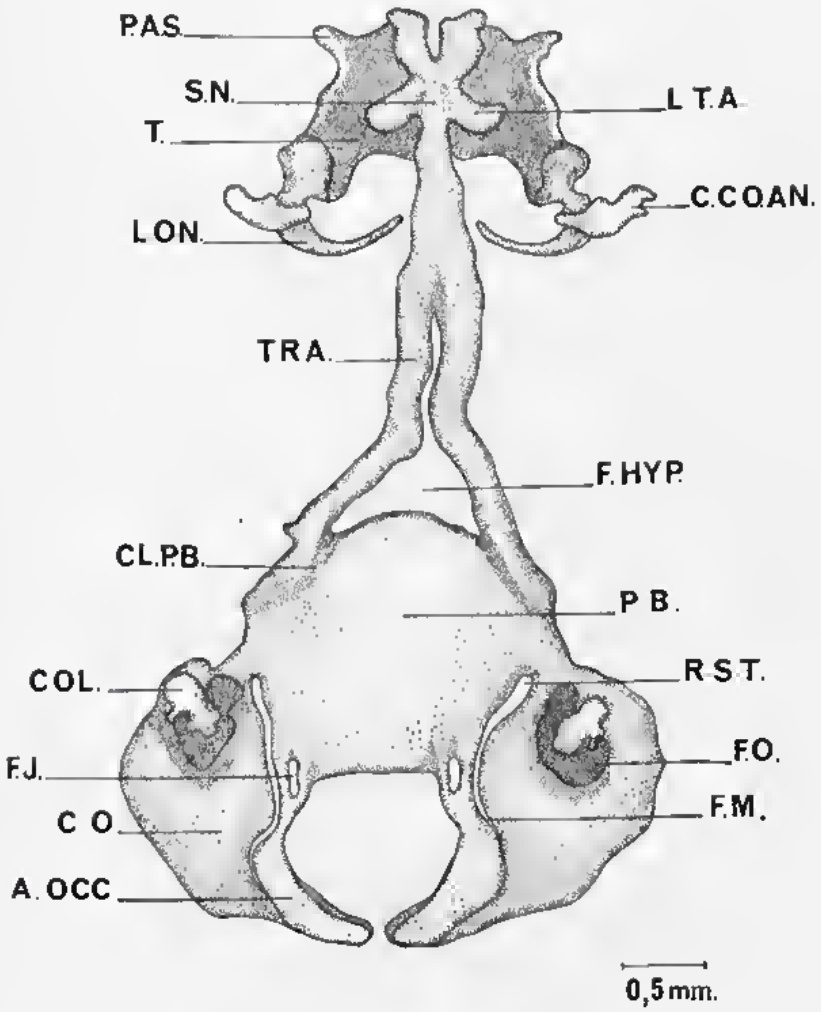


FIG. 2. — Reconstruction en vue ventrale du chondrocrâne au premier stade.

Source : MNHN, Paris

La région interorbitaire

Le septum nasal réalise la seule liaison squelettique entre la région de la capsule nasale et le reste du chondrocrâne. A ce stade, il se prolonge en arrière de la capsule en augmentant de hauteur. Par ailleurs, ce septum se continue dans les trabécules, parallèles et proches l'un de l'autre, dans l'étroit espace qui sépare les orbites.

Dans leur portion antérieure les trabécules présentent une section elliptique à grand axe vertical ; vers l'arrière ils prennent une section circulaire et s'infléchissent brusquement pour circonscrire la fenêtre hypophysaire.

La région otique

En avant de la région otique, les trabécules rejoignent une épaisse lame basale dont la zone médiane, constituée par un cartilage plus clair, est creusée d'un profond sillon. Au fond de celui-ci s'ouvre une petite fenêtre basicrânienne, traversée par la notochorde qui se poursuit vers l'arrière, à l'intérieur puis au-dessus de la lame basale. Postérieurement à la fenêtre basicrânienne, la lame prend en coupe transversale la forme d'un V par suite de l'élargissement du sillon médian. Chacun de ses bords, épaissis, est traversé par le nerf facial et creusé par le cavum cochléaire plus ventral. Au même niveau se réalise la soudure avec les capsules otiques. La fenêtre ovale, située immédiatement en arrière, se trouve donc, à ce stade, dans la portion antérieure de la région otique.

Le cartilage moule étroitement le contour des canaux semi-circulaires, mais de larges zones procartilagineuses ou même mésenchymateuses subsistent, surtout sur leurs faces mésiale et dorsale. En vue latérale externe, on distingue nettement la gangue cartilagineuse du canal supérieur dont la partie postérieure n'est pas encore soudée au reste de la capsule otique.

La fissure métotique marque, partiellement, la séparation entre la capsule otique et la lame basale. Elle débute au-dessous de la fenêtre ovale par un large *recessus scalae tympani* que traverse le nerf vague et la veine jugulaire.

Si la partie ventrale de l'arc occipital est bien développée, il n'y a, par contre, à ce stade, aucune trace de *tectum synoticum* ou de *tectum posteriorus*.

La columelle est une baguette cartilagineuse dépourvue de platine à son insertion dans la fenêtre ovale. Légèrement inclinée vers le bas et vers l'avant, elle se dirige vers le bord ventral du carré qui occupe une position horizontale et latérale par rapport à la capsule otique.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME STADE

(Tête de 12 mm de longueur)
(fig. 3, 4, 5 et 10)

Le second stade a été observé sur des embryons de deux âges, où la morphologie du chondrocrâne était comparable, malgré une légère différence de taille des sujets.

Le chondrocrâne presque achevé est encore dépourvu d'ossification enchondrale, mais les os de membrane apparaissent. Les embryons, moins délicats que les spécimens du premier stade, ont mieux supporté la fixation trop prolongée qu'ils ont subie. Il a donc été plus facile de suivre, d'une part les trajets nerveux, et, d'autre part, l'individualisation des vaisseaux sanguins à partir des sinus crâniens.

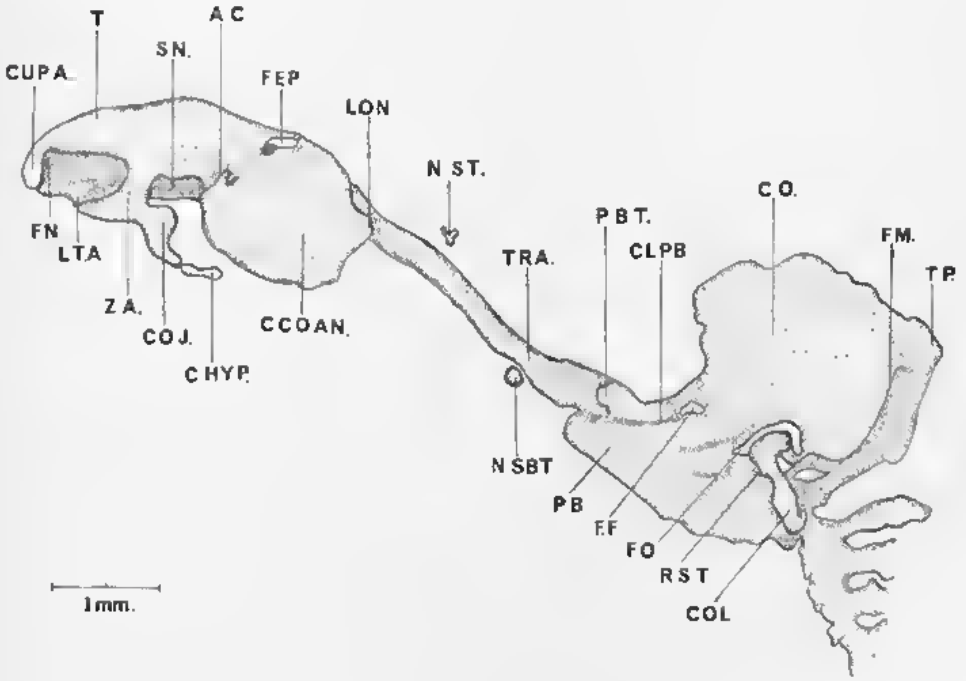


Fig. 3. — Reconstruction en vue latérale du chondrocrâne au deuxième stade.

La capsule nasale

Le changement d'orientation de la capsule nasale représente la principale modification du chondrocrâne. Une reconstruction en vue latérale montre que le septum nasal, avec l'ensemble de la capsule, a effectué une rotation autour d'un axe horizontal, perpendiculaire au profil crânien : ce redressement de la partie antérieure a entraîné un abaissement sensible de la partie postérieure de la capsule nasale.

Source : MNHN, Paris

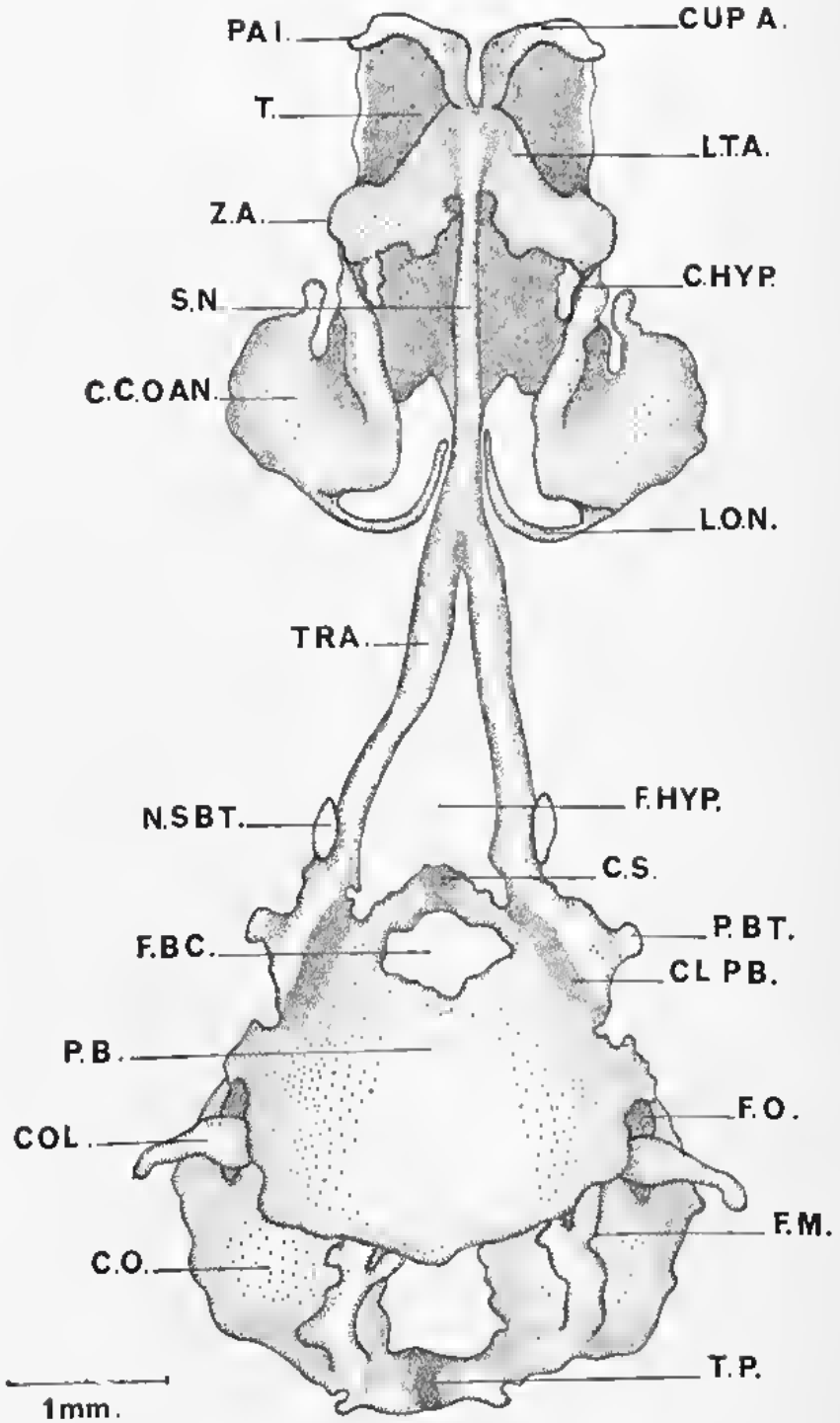


FIG. 4. — Reconstruction en vue ventrale du chondrocrâne au deuxième stade.

Source : MNHN, Paris

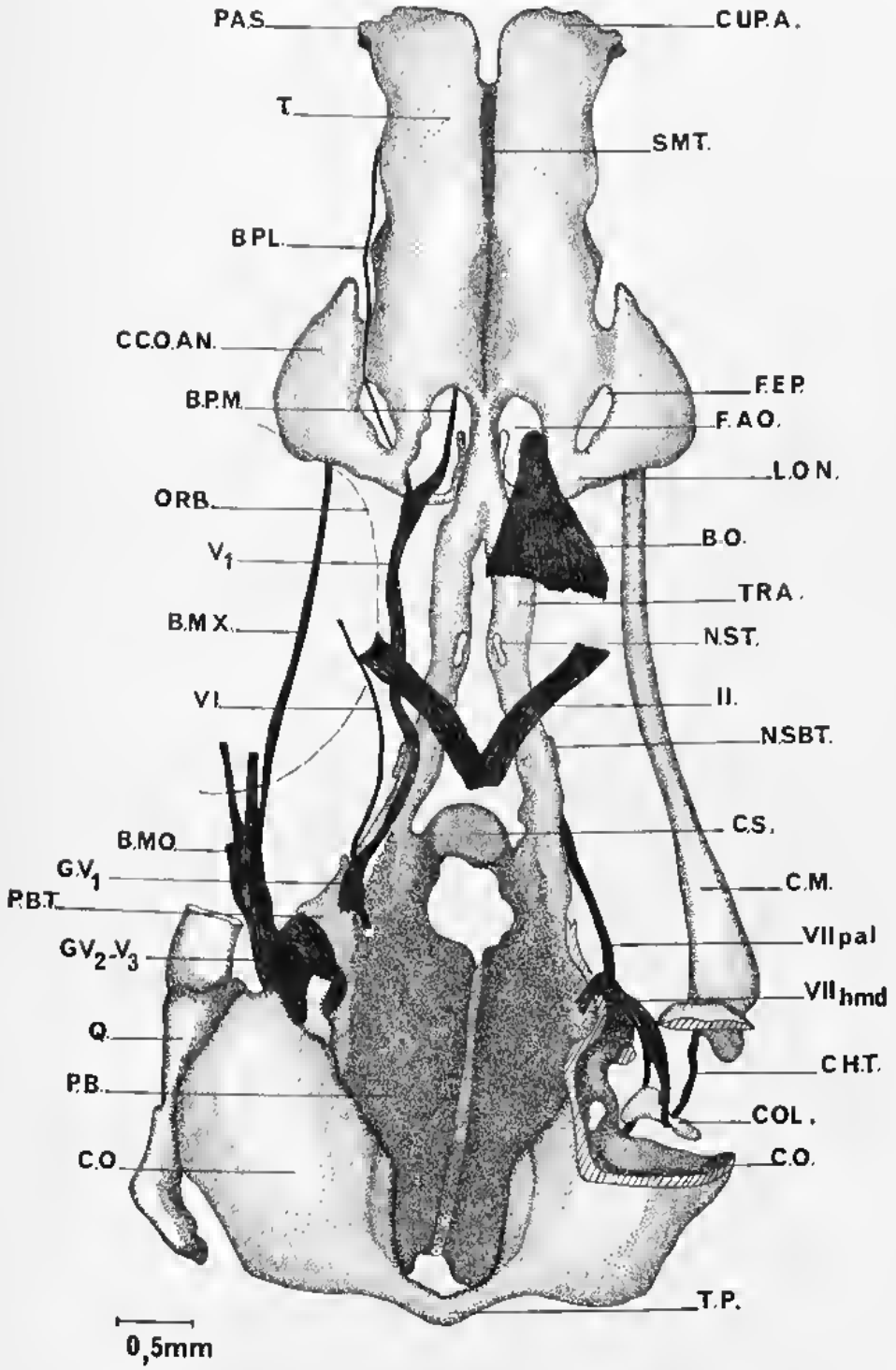


FIG. 5. — Reconstruction en vue dorsale du chondrocrâne au deuxième stade.

Source : MNHN, Paris

Outre cette transformation générale, les structures cartilagineuses présentes au stade précédent ont continué à se développer et de nouveaux éléments se sont chondrifiés. Il existe maintenant une paroi cartilagineuse de part et d'autre de la partie postérieure des chambres olfactives que rien ne protégeait chez les embryons plus jeunes. Cette paroi se complique d'une *concha* interne et d'un processus extra-conchal entourant la chambre annexe.

Le plancher demeure cependant très incomplet ; il est constitué par le processus ventral du septum nasal visible au stade précédent, processus qui, considérablement allongé, forme à présent la lame transversale antérieure et rejoint le bord ventral de la paroi latérale. En arrière, s'ouvre la vaste fenêtre basale, mésiale par rapport à un processus postérieur de la lame transversale antérieure, le cartilage ectochoanal. Celui-ci représente le seul élément de soutien du canal de sortie des organes olfactifs.

L'innervation de la capsule nasale est assurée par le nerf profond ethmoïdal ou V_1 qui pénètre par la fenêtre dorsale avant de se diviser en deux branches. La branche médiane descend ventralement et suit le septum nasal jusqu'à son extrémité antérieure, tandis que la branche latérale émerge dorsalement par le foramen épiphanial, distinct maintenant de la *fenestra advehens*.

La région interorbitaire

Les fibres sensorielles des chambres nasales et de l'organe de Jacobson quittent la capsule cartilagineuse par sa face dorsale pour rejoindre les lobes olfactifs. Ceux-ci, bien développés, recouvrent l'extrémité postérieure de la capsule nasale. Les orbites avancent aussi légèrement dans la région ethmoïdienne. Les trabécules — seuls éléments chondrocrâniens de la région interorbitaire, à l'exception de petits nodules « supplémentaires » qui feront l'objet d'une étude plus approfondie — ont maintenant une section circulaire caractéristique ; vers l'arrière ils s'infléchissent selon une courbe plus régulière en direction de la lame basale.

La région otique

Celle-ci, moins épaisse, présente une concavité accentuée jusque dans sa partie postérieure et une fenêtre basicrânienne élargie où la notochorde demeure visible. Sur la face latérale externe, le canal parabasal débute au-dessous d'un processus horizontal émis par le bord du plateau, et se poursuit vers le foramen facial, traversé par la carotide interne et la branche palatine du facial.

Tout en conservant la forme générale observée au premier stade, la capsule otique, entièrement chondrifiée, avance dans l'incisure prootique. Une rotation de la portion postéro-ventrale vers la région antéro-dorsale est amorcée, ce qui rejette la fenêtre ovale un peu vers l'arrière et amène à la verticale l'extrémité de la fissure métotique. Du fait de ce mouvement les parties latérales de l'arc occipital se sont aussi redressées.

Source : MNHN, Paris

Une mince lame cartilagineuse relie entre elles les extrémités postérieures des capsules otiques, et, sur leurs faces mésiales qui présentaient déjà un retard de chondrification au stade précédent, les trous auditifs antérieur et postérieur sont encore confondus. La columelle s'insère dans la fenêtre ovale à l'aide d'une platine nouvellement apparue ; son orientation, maintenant vers l'arrière, s'est modifiée en fonction du recul et du léger redressement de la portion postérieure du carré qui s'appuie sur un os dont la détermination pose un problème.

TROISIÈME STADE

(Tête de 21 mm de longueur)
(fig. 6-7)

Le troisième stade précède de peu l'éclosion. L'ossification du crâne étant presque achevée, une très longue décalcification a été nécessaire avant de pouvoir effectuer les coupes. Malgré l'importance de l'ossification dermique et enchondrale, il subsiste assez de traces du chondrocrâne pour justifier l'intérêt que nous avons porté à ce stade tardif.

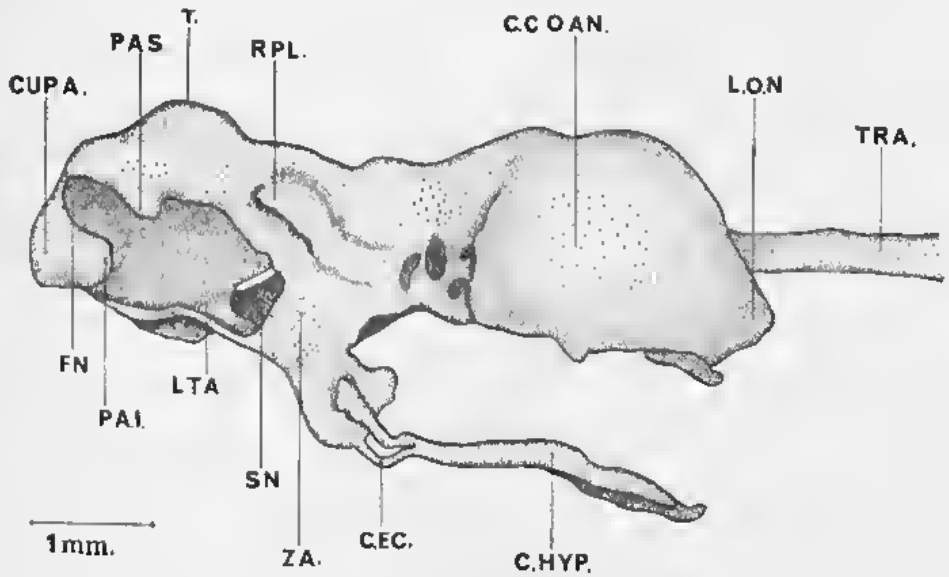


FIG. 6. — Reconstruction en vue latérale de la capsule nasale au troisième stade.

LA CAPSULE NASALE

La capsule nasale, en particulier, demeure cartilagineuse ; sa morphologie générale s'est peu modifiée, mais quelques éléments supplémentaires sont apparus.

Source : MNHN, Paris

Le redressement de la partie antérieure de la capsule et du septum nasal, amorcé au stade précédent, s'est poursuivi ; la partie postérieure, plus abaissée encore, se situe maintenant au-dessous du niveau des trabécules.

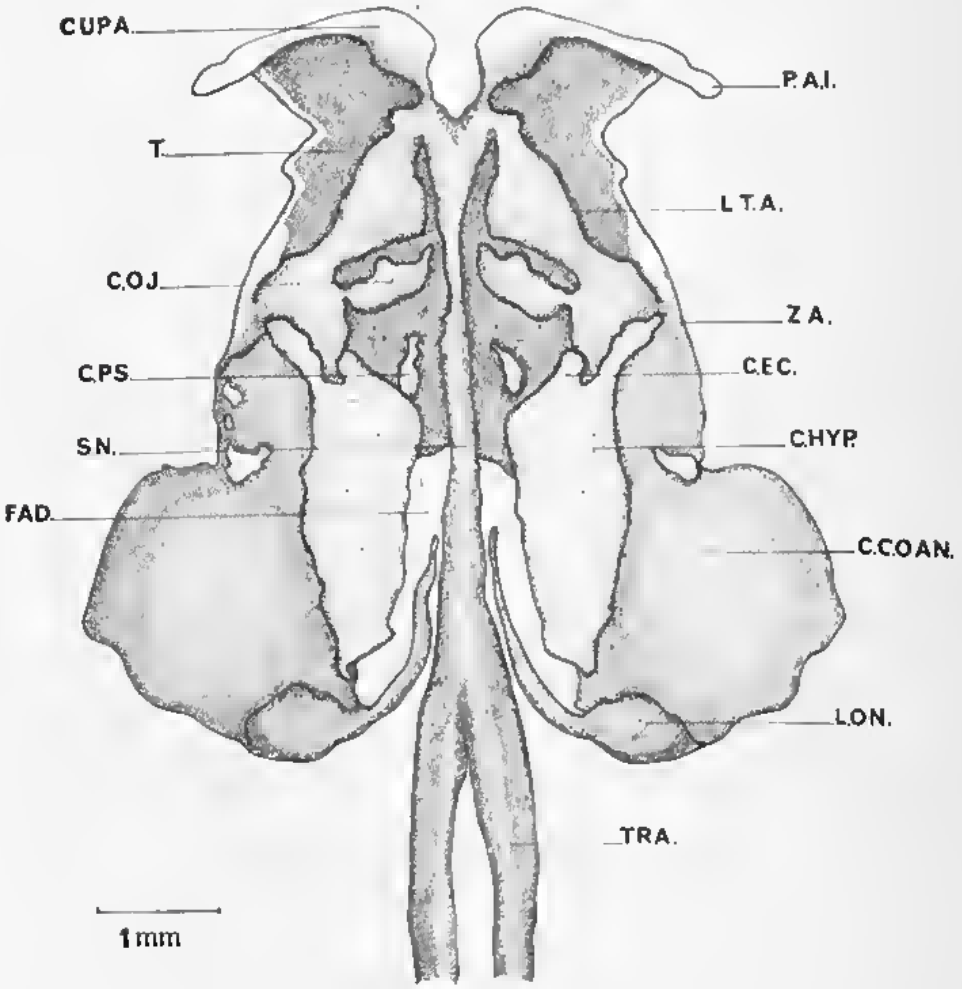


Fig. 7. — Reconstruction en vue ventrale de la capsule nasale au troisième stade.

La région interorbitaire

L'abaissement plus prononcé de la région postérieure de la capsule nasale s'accompagne d'une avancée plus marquée des bulbes olfactifs, maintenant enfermés dans une épaisse boîte osseuse formée par les frontaux et leurs prolongements latéraux repliés ventralement. Ces os ne sont pas soudés sur la ligne médiane de la voûte crânienne.

Seule la portion antérieure des trabécules, maintenant horizontaux, demeure libre. Le reste est englobé dans le plancher osseux où leur

Source : MNHN, Paris

cartilage dégénère ; vers l'arrière on ne distingue plus que leur emplacement sous forme de cavités envahies par les hématies.

Le plancher osseux de la boîte crânienne, dans la région interorbitaire, est constitué par les prolongements ventraux des frontaux. Ces prolongements sont remplacés, vers l'arrière, entre les trabécules, par un os dermique, le parasphénoïde, très découpé, présentant une « quille » ventrale et deux grandes « ailes » latérales. Plus postérieurement encore, le basisphénoïde se superpose au parasphénoïde, la limite entre les deux os étant indistincte.

Les pariétaux, succédant aux frontaux, constituent la portion postérieure de la voûte crânienne. Leurs prolongements latéraux, très épaissis, descendent jusqu'au niveau du plancher et forment les parois latérales osseuses de la boîte crânienne. Le *foramen magnum orbitale* livre passage aux nerfs oculo-moteur, optique et profond, et souligne la limite entre le frontal et le pariétal.

La région auditive

Dans la région auditive, les prolongements latéraux des pariétaux descendent moins que ceux des frontaux et sont remplacés, de part et d'autre de l'encéphale, par les capsules otiques arrondies qu'ils coiffent de courtes expansions latérales et mésiales. A ce stade les capsules auditives dépassent considérablement, vers l'avant, le niveau du foramen facial. Elles sont entièrement ossifiées, à l'exception de quelques étroites bandes cartilagineuses.

Au-dessous de l'extrémité antérieure de chaque capsule, une paroi osseuse sépare la sortie de la branche maxillaire du V de celle de la branche mandibulaire. Il sera nécessaire de revenir sur la détermination de cette structure qui n'a jamais été décrite chez d'autres Ophidiens, à l'exception de *Leptodeira hotemboia* (Brock, 1929).

Les deux foramens acoustiques sont maintenant séparés, le foramen postérieur est beaucoup plus large que le foramen antérieur. La face mésiale de la capsule est divisée en trois régions par un réseau de bandes cartilagineuses qui aideront à délimiter les os otiques et occipitaux. La fissure métotique n'existant plus, le plancher osseux n'est plus séparé des capsules otiques que par une mince couche de cartilage qui subsiste sur ses bords et les nerfs glossopharyngien et vague sortent par le même foramen réduit.

A partir de la fenêtre ovale, maintenant très postérieure, la columelle, ossifiée dans sa partie proximale et considérablement allongée, s'oriente nettement vers l'arrière où elle rejoint le bord postérieur du carré. Celui-ci, redressé à la verticale, s'accole par sa portion dorsale à un os de forme rectangulaire (le supratemporal) qui a effectué, lui aussi, un mouvement de rotation très accentué depuis le stade précédent.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION DE LA PREMIÈRE PARTIE

En décrivant les stades du développement embryonnaire de *Sanzinia*, nous avons noté que le chondrocrâne subit certaines transformations parallèlement à l'accroissement du nombre d'éléments cartilagineux et osseux. D'une part, la capsule nasale effectue un mouvement de bascule, d'autre part, la courbure des trabécules tend à disparaître. Par la rotation d'ensemble de la partie postérieure, la capsule auditive a été projetée vers l'avant, la fenêtre ovale a reculé, le carré et l'arc occipital se sont redressés à la verticale. Enfin, la columelle, toujours sensiblement perpendiculaire au carré, le suit dans son mouvement et s'oriente vers l'arrière (fig. 8).

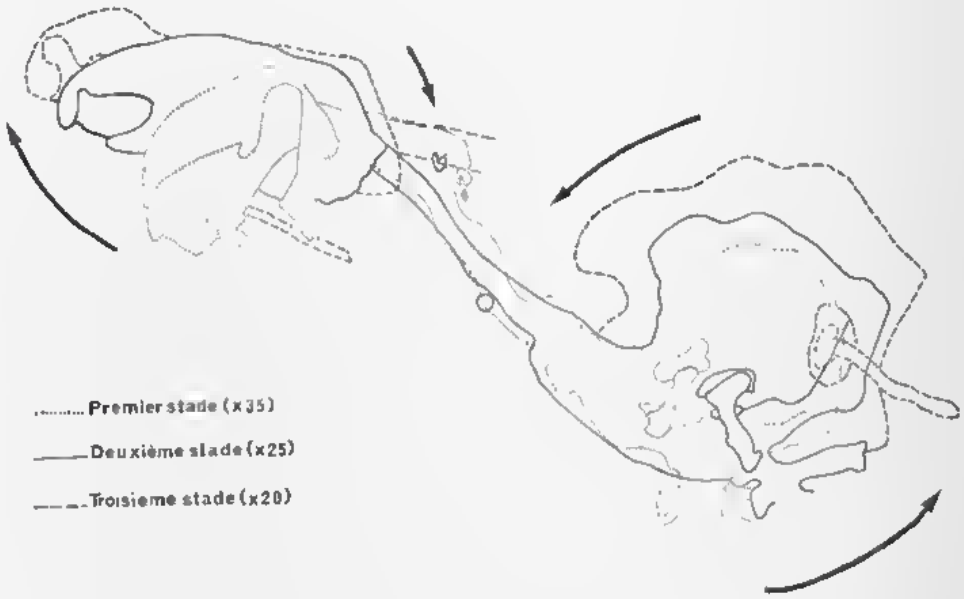


FIG. 8. — Schéma des transformations subies par le chondrocrâne au cours de son développement.

Nous avons constaté, par ailleurs, la simplicité de construction du chondrocrâne de *Sanzinia*, réduit à une partie sensorielle (capsules nasale et auditive) et à une partie basale (trabécules et plateau parachordal), simplicité propre à tous les Ophidiens. Cependant, ce chondrocrâne apparaît plus massif que celui de *Natrix natrix* que DE BEER (1937) a décrit comme modèle du chondrocrâne ophidien ; il possède en outre certains éléments « supplémentaires » difficilement identifiables. Ceci va nous conduire à comparer le chondrocrâne de *Sanzinia* à celui d'autres Ophidiens en nous référant aux auteurs qui les ont étudiés. Nous serons amenés, également, à établir des rapprochements avec certains Reptiles et vertébrés inférieurs, au chondrocrâne plus complet, dans le but d'identifier les éléments « supplémentaires » trouvés chez *Sanzinia*.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

PROBLÈMES D'ANATOMIE CRÂNIENNE

LA CAPSULE NASALE CARTILAGINEUSE

Au plus jeune stade, les chambres olfactives dont le développement est achevé, sont tapissées par un épithélium sensoriel ou respiratoire, suivant les régions, et enveloppées de mésenchyme dans lequel se différencient en plusieurs points des amas de cellules procartilagineuses.

Au cours des stades suivants, le cartilage se développe et suit exactement le contour des sacs nasaux, tout au moins celui de leur face dorsale et latérale, car l'organe de Jacobson et les canaux de sortie vers la cavité buccale compliquent la morphologie de leur face ventrale.

L'épithélium des sacs olfactifs apparaît donc comme le premier et le principal facteur déterminant la morphologie de la capsule nasale.

Le septum nasal

Les chambres olfactives sont symétriques par rapport à un plan médian qui correspond au septum nasal ; celui-ci participe à l'enveloppe cartilagineuse de chacune d'elles ; il se relie au toit de la capsule nasale par sa face dorsale et se continue dans les trabécules vers l'arrière. Gaupp (1906) le décrit comme constitué par la soudure des portions antérieures des deux trabécules comprimés l'un contre l'autre par les sacs nasaux développés de chaque côté. Le septum nasal représente donc un élément basilaire du chondrocrâne ; son origine est par conséquent différente de celle du toit de la capsule.

Les « cupolae anteriorae »

Dans la région antérieure de la capsule, là où se termine le septum nasal, le toit se partage en deux suivant une ligne médiane. Chaque moitié, prolongée en avant des extrémités des chambres olfactives et légèrement repliée au-dessous de leur face ventrale, forme un dôme, ou *cupola anteriora*, de hauteur sensiblement égale à celle de l'ensemble de la capsule.

Chez *Sanzinia*, la paroi antérieure de la capsule nasale est dépourvue de ce foramen que l'on observe habituellement chez les Sauropsidés et qui livre passage à la branche du nerf profond ethmoïdal (V_1) allant innerver l'extrémité du muscau. Chez les Ophidiens, ce nerf émerge par la face latéro-ventrale de la capsule ; Smit (1949) est le seul à décrire chez un serpent, *Typhlops delalandii*, un foramen apical qui ne correspond pas à la sortie du nerf profond, celui-ci conservant le trajet propre à tous les Ophidiens. Cet auteur, considérant que le changement d'orientation d'un nerf précède le déplacement de son foramen, voit en *Typhlops delalandii* un serpent présentant une structure intermédiaire entre les Reptiles à foramen apical traversé par le nerf profond et ceux, comme

Source : MNHN, Paris

les Ophidiens, où cet orifice est confondu avec la *fenestra narina* après détournement du trajet du nerf.

Cependant, la présence d'un caractère aussi primitif dans la face antérieure de la capsule nasale de *Typhlops delalandii*, serpent fouisseur, apparaît peu probable étant donné le degré de spécialisation avancée de son museau. L'orifice que décrit Smit pourrait n'être qu'un défaut de chondrification au même titre que les multiples perforations des *cupolae anteriorae* de ce serpent, perforations qui, d'ailleurs, manquent aux autres Ophidiens (et à *Sanzinia* en particulier).

Chaque *cupola anteriora* possède un processus latéral externe sur sa face ventrale, ou processus alaire inférieur. De très longs processus alaires inférieurs sont une des caractéristiques des Ophidiens en général, mais ceux de *Sanzinia*, très courts, ressemblent à ceux de *Lacerta*.

La lame orbito-nasale

La lame orbito-nasale ou *planum antorbitale*, située dans un plan vertical, constitue une paroi cartilagineuse concave vers l'avant, épousant l'extrémité postérieure de la chambre olfactive. Elle prolonge le toit de la capsule nasale, séparé à ce niveau du septum nasal par la fenêtre *advehens*.

Chez *Sanzinia*, un prolongement médian de la lame orbito-nasale tend à restreindre cette large ouverture vers l'arrière, sans pourtant rejoindre le septum nasal, et un espace subsiste entre ces deux éléments jusque chez l'adulte. La même séparation se retrouve chez d'autres serpents, tandis que chez certains la lame orbito-nasale, soudée au septum nasal, dessine une paroi cartilagineuse postérieure complète pour la capsule nasale. On peut considérer qu'une pareille variation à l'intérieur de l'ordre des Ophidiens est en rapport avec son évolution phylétique. La séparation entre la lame orbito-nasale et le septum nasal pourrait être la condition primitive, ces éléments se soudant chez les individus plus spécialisés pour consolider une capsule nasale rendue plus fragile par l'adaptation à la morsure. Admettre ceci paraît d'autant plus logique que ces deux structures cartilagineuses ont une origine très différente, l'une appartenant à la capsule sensorielle, l'autre au squelette basal.

Dans une tentative de généralisation du problème, Gaupp (1900) opposa les Reptiles aux Mammifères, soulignant que la fusion se réalise parfois chez ces derniers, alors qu'elle n'existe pas chez *Lacerta* ni chez *Crocodilus*. Se fondant sur cet argument d'ordre phylétique, il considéra la fusion entre la lame orbito-nasale et le septum cartilagineux comme un processus de réalisation secondaire. Cependant, pour Shino (1912) et De Beer (1937) il y a soudure de ces deux éléments chez le crocodile ; ce caractère apparaissant variable dans l'ensemble des Reptiles, on ne peut plus tenir compte de l'argument de Gaupp.

En faveur du caractère secondaire, chez les Reptiles, du processus de soudure des deux structures, il faut noter que Brock (1941) a observé entre elles une ligne de suture apparente sur un spécimen de *Crocodilus* et un de *Chrysemys*. Bellairs (1949) décrit une ligne analogue dans le genre *Varanus*.

Il serait nécessaire d'entreprendre l'étude du développement d'un

Source : MNHN, Paris

Reptile possédant une paroi postéricure complète de la capsule nasale, tel que le Varan. Cette étude effectuée chez *Lacerta* à l'aide d'un grand nombre de stades embryonnaires a montré que la fusion ne se réalise à aucun moment du développement et que la séparation persiste chez l'adulte.

L'embryologie des Ophidiens n'apporte aucun renseignement sur ce problème. Chez les serpents présentant une lame orbito-nasale soudée au septum nasal comme *Hemachatus*, *Dasypeltis*, *Lamprophis* (Pringle, 1954) et *Leptodeira* (Brock, 1929) cette soudure existe à tous les stades ; et chez une espèce comme *Sanzinia* dont la lame orbito-nasale est séparée de l'axe médian, on ne constate à aucun stade un rapprochement sensible des deux éléments qui témoignerait d'une tendance vers une fusion secondaire.

Il faut noter cependant une variation au cours du développement de *Vipera aspis* (Peyer, 1912), suggérant que la soudure pourrait être la condition originelle ; en effet elle se réalise précocement puis régresse.

L'anatomie comparée, à l'intérieur de l'ordre des Ophidiens, ne permet pas de considérer la fusion entra la lame orbito-nasale et le septum nasal comme résultant d'un processus secondaire lié à une adaptation puisque, comme il a été montré plus haut, elle ne se réalise pas chez tous les serpents spécialisés possédant une capsule nasale très ajourée (cas de *Vipera aspis*). On constate seulement que la paroi postérieure de la capsule nasale n'est jamais complète chez les serpents primitifs.

Le cartilage paraseptal

(pl. 1 A)

Le cartilage paraseptal des Reptiles et des Mammifères représente un vestige de la paroi mésiale de chacune des chambres olfactives, paroi qui existe chez les Sélaciens et les Urodèles.

Complet chez *Lacerta*, *Sphenodon* et *Chrysemys*, le cartilage paraseptal s'étend de la lame transversale antérieure jusqu'à la paroi postérieure dc la capsule nasale, le long du septum nasal qui a pris la place de la paroi mésiale originelle. Parmi les Reptiles, plusieurs Varans (Bellairs, 1949) et *Gerrhosaurus* (Malan, 1940) possèdent des cartilages paraseptaux incomplets dont il ne subsiste qu'une portion antérieure ou postérieure. Cette structure disparaît entièrement avec les Ophidiens.

Cependant, chez *Sanzinia*, le prolongement médian de la lame orbito-nasale, recourbé vers l'avant le long du septum nasal, peut être comparé à la portion postérieure du cartilage paraseptal de *Lacerta*. Le processus de la paroi postérieure, parallèle au bord ventral du septum nasal, à peine visible au premier stade embryonnaire du Boïdé, s'allonge et s'épaissit au cours du développement, sans atteindre toutefois le bord postérieur de la lame transversale antéricure. Entre celui-ci et l'extrémité du processus décrit plus haut, on trouve, au troisième stade embryonnaire, un nodule cartilagineux, proche du septum nasal, qui contribue partiellement à la constitution de la paroi dorsale de la capsule de l'organe de Jacobson.

Source : MNHN, Paris

La position de ce nodule est comparable à celle d'un cartilage paraseptal. En outre, ce nodule situé au milieu d'épais faisceaux de fibres nerveuses quittant l'organe de Jacobson, peut être rapproché des cartilages paraseptaux des Varans et de *Gerrhosaurus*, très découpés et percés de multiples foramens que traversent les fibres vomero-nasales et qui, en coupe transversale, se présentent sous la forme de plusieurs nodules cartilagineux noyés dans la masse des fibres nerveuses.

Bellairs (1949) décrit un nodule semblable chez *Xenopeltis* adulte et le rapproche lui aussi d'un cartilage paraseptal.

Sanzinia posséderait donc, au troisième stade, un vestige de cartilage paraseptal qui apparait de façon constante chez tous les embryons du même âge que nous avons étudiés.

La « zona anularis »
(pl. I B)

Chez la plupart des Ophidiens, la lame transversale antérieure est légèrement concave vers le haut et représente la projection de la *cupola anteriora* sur la face ventrale. Elle ne constitue parfois qu'un simple processus du septum nasal, mais est très développée chez *Sanzinia* où elle forme avec la paroi latérale, le toit de la capsule et le septum nasal, un anneau cartilagineux autour de chacune des chambres olfactives, la *zona anularis*. Notons que la capsule nasale des Lacertiliens est toujours pourvue d'une très longue lame transversale antérieure qui, chez *Lacerta*, contribue à la formation d'une *zona anularis* semblable à celle de *Sanzinia*.

Une *zona anularis* semblable a été décrite chez *Natrix natrix*, mais les Typhlopidés qui réunissent de nombreux caractères primitifs, en sont dépourvus. A l'intérieur du groupe des Ophidiens on note une importante variation de la lame antérieure transversale qui diminue beaucoup chez les plus spécialisés comme les Vipéridés. Il semble donc qu'une lame transversale antérieure très développée puisse être qualifiée de structure primitive.

L'organe de Jacobson

L'organe de Jacobson de *Sanzinia*, situé au-dessous de la chambre olfactive, est enveloppé comme celle-ci par la *zona anularis*. Il atteint un volume considérable, son plus grand diamètre étant sensiblement égal à celui du sac olfactif. Sa portion supérieure est tapissée d'un épithélium sensoriel épais, tandis qu'un épithélium non cilié recouvre la structure en forme de champignon qui soutient sa face ventrale ; entre les deux existe un espace vide en forme de croissant. Le soutien cartilagineux de cet organe est formé par une projection dorsale de la lame transversale antérieure.

Le nombre de fibres nerveuses qui se dirigent de l'organe de Jacobson vers les bulbes olfactifs, sensiblement égal à celui des libres venues des chambres nasales, traduit l'importance de son rôle dans l'olfaction. La capsule cartilagineuse de l'organe de Jacobson de *Sanzinia*, incomplète, est pourtant plus développée que chez les autres serpents par suite de

Source : MNHN, Paris

la présence de la *zona anularis* qui constitue ses parois ventrale et latérale. Le septum et le vestige de cartilage paraseptal participent également à sa constitution, dans la région médiane, comme chez *Lacerta*, alors qu'en général la capsule de l'organe de Jacobson des Ophidiens adultes est presque entièrement osseuse, avec une participation cartilagineuse réduite.

Le cartilage hypochoanal

L'organe de Jacobson et le canal lacrymal ont un orifice de sortie commun. A proximité de cet orifice, le canal lacrymal est soutenu ventralement par un prolongement postérieur de la lame transversale antérieure, le cartilage ectochoanal auquel se soude un important cartilage hypochoanal, situé très ventralement par rapport à l'ensemble de la capsule nasale.

Si le cartilage ectochoanal est une structure commune à la majeure partie des Reptiles, la présence d'un cartilage hypochoanal est un caractère propre aux Ophidiens. Il constitue chez ceux-ci une sorte de plateau au-dessous d'un long canal de communication des chambres olfactives avec la cavité buccale. Ce canal nasopharyngé n'existe pas chez *Sanzinia* dont les chambres olfactives débouchent directement au fond d'un sillon creusé dans le palais ; le cartilage hypochoanal, très long, mince et large, se place ici latéralement par rapport à cette gouttière palatine. D'origine indépendante, il ne se soude au cartilage ectochoanal, nettement plus court, qu'en fin de développement. La forme du cartilage hypochoanal ou « Ke » pour certains auteurs dont Born (1883), varie dans l'ensemble des Ophidiens ; il est absent chez *Typhlops delalandii*. On a cherché à établir une homologie entre cette structure et un élément du chondrocrâne des vertébrés manquant aux serpents. De Beer (1937), dans sa description du développement de *Natrix natrix*, l'interprète comme un vestige de la portion ethmoïdienne du cartilage palato-carré. D'après le même auteur, cette portion subsisterait également chez le lézard sous la forme du processus maxillaire postérieur de la lame orbito-nasale.

Smit (1949) note chez *Typhlops delalandii*, en même temps que l'absence de cartilage hypochoanal, l'existence d'un processus de la lame orbito-nasale, processus qui n'existe pas chez les Ophidiens. Ceci confirmerait la thèse de De Beer qui veut que le cartilage hypochoanal des serpents et le processus maxillaire postérieur du lézard représentent le vestige du même élément chondrocrânien. Ainsi *Typhlops delalandii* serait placé une fois encore dans une position intermédiaire entre les Lacertiliens et les Ophidiens. Toutefois, le processus de la lame orbito-nasale décrit par Smit n'étant pas orienté vers l'arrière, il ne semble pas être l'homologue du processus maxillaire postérieur de *Lacerta*. Par ailleurs, l'extrémité antérieure du cartilage palato-carré, attachée à la lame orbito-nasale chez certains Amphibiens, disparaît chez les Sauriens. Aussi l'existence d'un vestige de cet élément chez le lézard paraît peu probable ; il serait encore plus étonnant de le retrouver très développé chez les Ophidiens. Le cartilage hypochoanal est, en effet, de grande taille, même chez les serpents très spécialisés que sont les Vipéridés où il peut dépasser la limite postérieure de la capsule nasale.

Source : MNHN, Paris

La région postérieure de la capsule nasale

(fig. 9, A, B, C)

1. — *Les chambres olfactives.*

Chacune des chambres olfactives présente dans sa portion antérieure une section transversale sensiblement arrondie dont la partie ventrale est légèrement rejetée vers l'extérieur. Postérieurement, la paroi latérale s'invagine et délimite deux espaces dans la chambre olfactive : une cavité dorsale tapissée d'un épithélium sensoriel et une cavité ventrale bordée d'un épithélium respiratoire et qui s'ouvre largement dans le sillon palatin. Ces deux régions du sac olfactif, séparées l'une de l'autre par le bourrelet né de l'enfoncement de la paroi latérale, communiquent entre elles du côté médian. Cette invagination s'accentue vers l'arrière et provoque une saillie plus marquée de la moitié ventrale vers l'extérieur.

Une autre cavité, bordée d'un épithélium olfactif, se place à l'extérieur et latéralement par rapport à la région postérieure de la chambre olfactive. La paroi latérale externe de cette cavité est fortement bombée tandis que la paroi médiane s'incurve en regard du sillon conchal du cavum principal. Postérieurement, une communication dorsale s'établit avec ce dernier. Cette cavité représente une chambre olfactive annexe latérale.

2. — *Développement de la glande nasale.*

La glande nasale, courant le long de la paroi latérale de la chambre olfactive principale, débouche par un étroit canal dans la narine externe. A peine visible au premier stade, elle atteint, au deuxième stade, la moitié de la longueur de l'organe olfactif et se situe à mi-hauteur de celui-ci, à l'endroit où commence l'invagination de la paroi latérale. Son innervation est assurée par des fibres de la branche latérale du nerf profond ethmoïdal (V_1).

Au troisième stade, la glande, considérablement développée, se prolonge vers la partie postérieure du sac olfactif et pénètre profondément dans le sillon latéral dissimulé en vue externe par la chambre annexe.

3. — *Développement de la concha nasale.*

Au premier stade embryonnaire, le bord du toit cartilagineux de la capsule nasale ne descend pas jusqu'au niveau du sillon latéral de la chambre olfactive. Plus développé au deuxième stade, il en épouse la forme et son invagination s'accentue vers l'arrière. Au troisième stade, le prolongement du toit profondément enfoncé dans le sillon latéral se replie complètement sur lui-même autour de la glande nasale et constitue le soutien cartilagineux de la *concha* nasale.

Source : MNHN, Paris

4. — *Développement de la paroi postérieure de la capsule nasale cartilagineuse.*

Au premier stade l'extrémité antérieure de la chambre olfactive annexe est enveloppée par une membrane mésenchymateuse. Sur sa face mésiale, en regard du sac nasal principal, une portion de mésenchyme commence à se différencier en une petite lame procartilagineuse qui va se souder au prolongement du toit (fig. 9, B_1). Antérieurement, celui-ci constitue l'amorce d'une paroi latérale, mais il s'interrompt à ce niveau, de sorte que l'extrémité postérieure de la chambre olfactive, après sa réunion avec la chambre annexe, n'est protégée par aucun cartilage latéral (fig. 9, C_1).

Dans les stades ultérieurs, une capsule cartilagineuse enveloppe la chambre annexe (fig. 9, B_2, B_3). A l'endroit où celle-ci communique avec le cavum principal, sa paroi cartilagineuse latérale se prolonge dans le toit de la capsule nasale et sa paroi ventrale rejoint le repli conchal (fig. 9, C_2, C_3). La paroi latérale postérieure de la capsule nasale est donc constituée par les prolongements de la capsule annexe. Elle paraît naître indépendamment de la paroi latérale antérieure formée par une expansion du toit.

Mais Pringle (1954) ayant observé chez *Hemachatus* une chambre olfactive annexe comparable à celle de *Sanzinia*, considère que l'enveloppe cartilagineuse de ce repli latéral est formée par une extension de la paroi de la capsule nasale.

Toutefois De Beer, qui a pu étudier de nombreux stades du développement de *Lacerta*, admet une origine indépendante pour le cartilage paranasal qui représenterait, chez ce Saurien, à la fois la capsule du recessus extraconchal et la paroi postérieure de la capsule principale. Il faut noter que la chambre olfactive annexe de *Sanzinia* occupe la même position par rapport à la concha nasale que le recessus latéral (ou extraconchal) de *Lacerta*. Chez ces deux Reptiles, le repli latéral olfactif communique dorsalement avec le cavum principal et l'enveloppe cartilagineuse du premier se prolonge dans la capsule nasale. En raison de la forte ressemblance entre la région nasale postérieure de *Lacerta* et celle du Boïdé, on peut envisager, chez ce dernier, la présence du même cartilage paranasal soudé secondairement à la capsule principale.

Cependant aucune ligne de suture n'est visible entre la partie correspondant au cartilage paranasal et l'ensemble de la capsule nasale. Cette limite pourrait passer au niveau de la fermeture du repli cartilagineux de la concha et par le foramen épiphanial. Si on admet, comme De Beer à propos de *Lacerta*, que le foramen épiphanial marque la limite entre le cartilage paranasal et le toit, il est normal que cet orifice ne soit pas visible au premier stade du développement de *Sanzinia*. Son emplacement se situe entre la bande étroite de cartilage qui représente le toit et la future paroi latérale postérieure encore mésenchymateuse (fig. 9, C_1). Une origine de cette paroi latérale postérieure indépendante de celle du toit de la capsule permet d'expliquer ce retard dans le développement de la première structure, retard qui apparaît nettement dans la description du plus jeune stade du Boïdé.

Source : MNHN, Paris

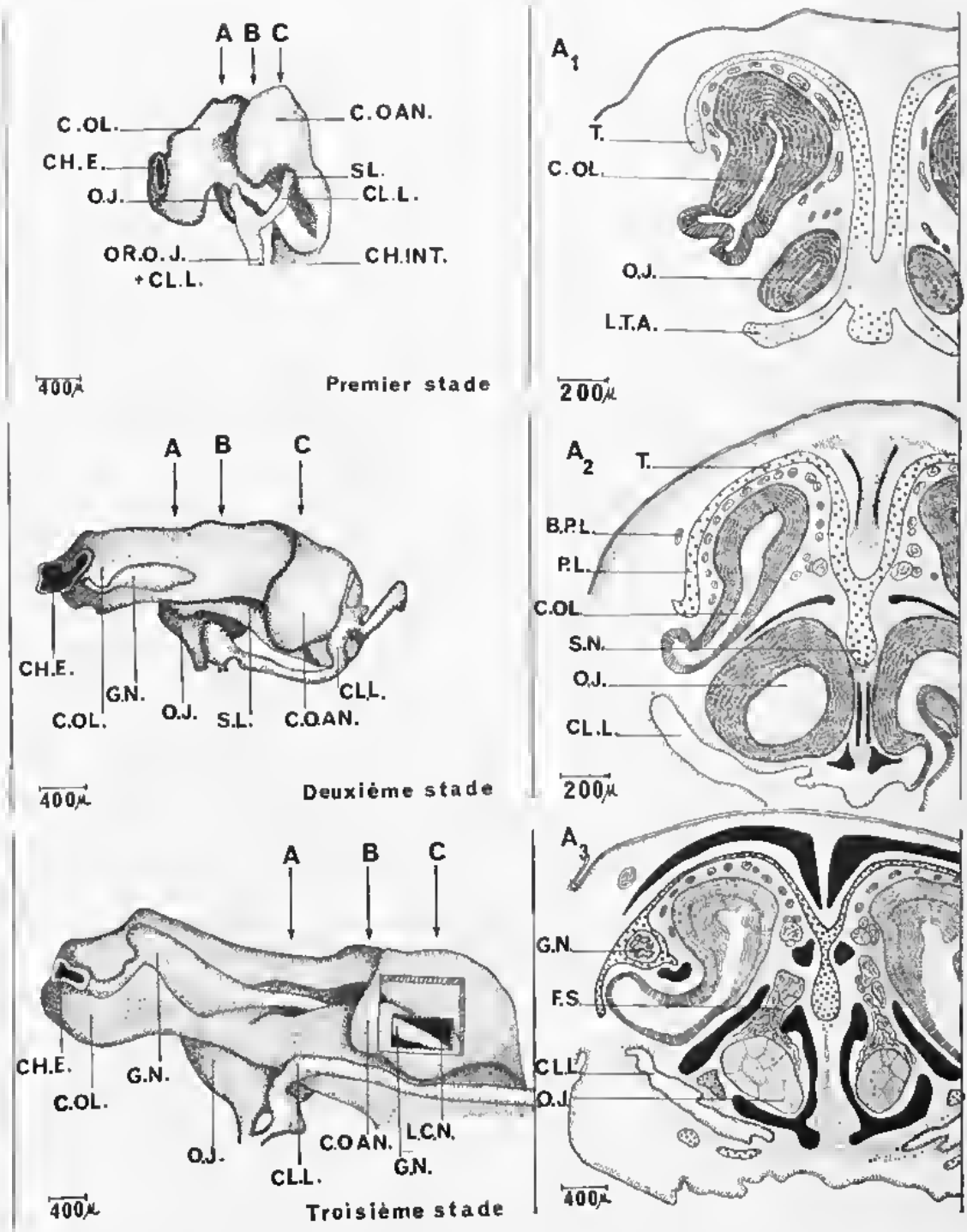


FIG. 9. — Reconstruction en vue latérale de la chambre olfactive, de l'organe de Jacobson et du canal lacrymal aux premier, deuxième et troisième stades. Schémas des coupes transversales aux niveaux A, B et C de chacun de ces stades.

Source : MNHN, Paris

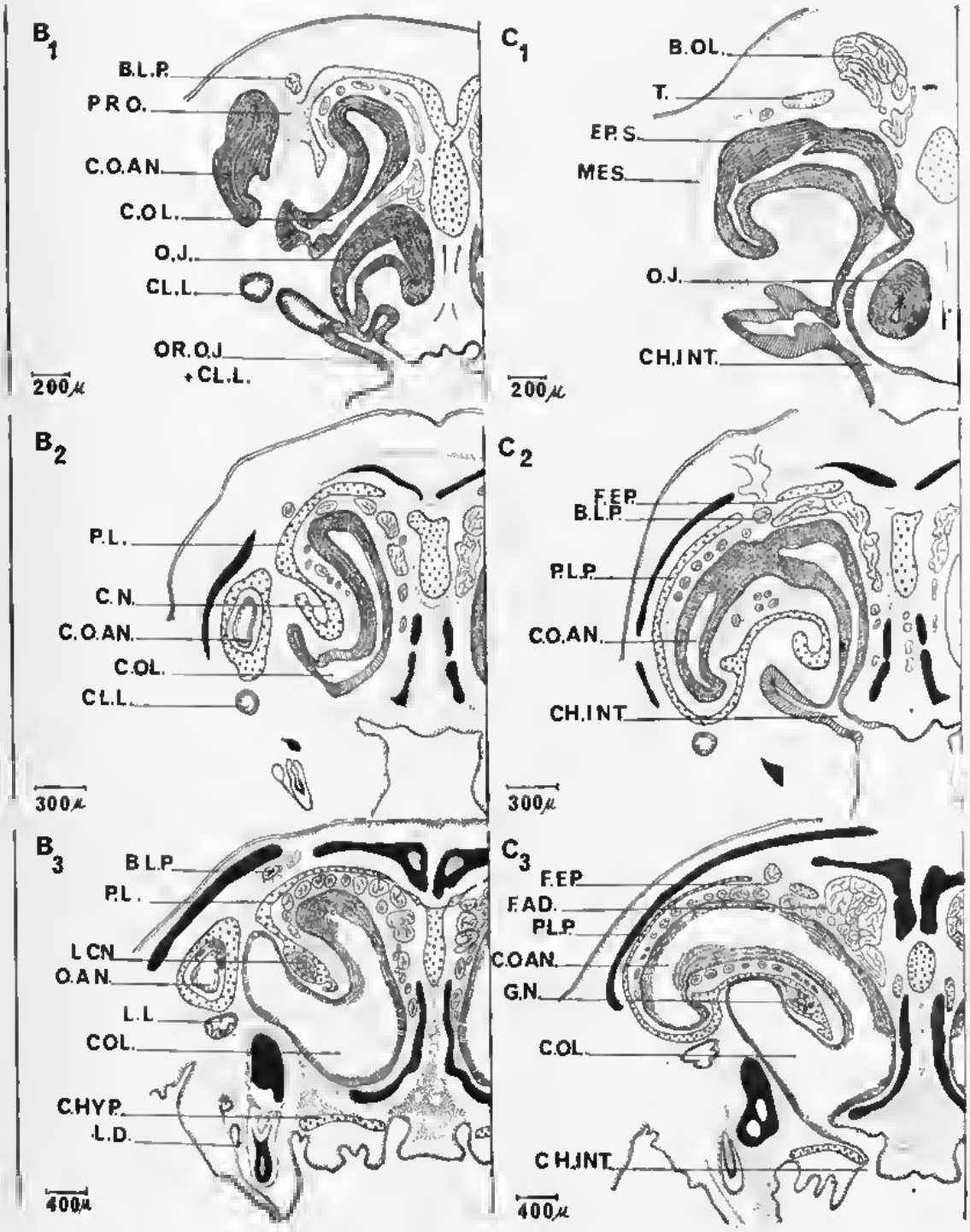


FIG. 9 — (Suite)

Source : MNHN, Paris

5. — *Facteur responsable de la formation de la concha nasale.*

La *concha* nasale augmente la superficie de l'épithélium de la chambre ollactive. Elle est soutenue par une expansion de la paroi cartilagineuse qui, en se repliant sur elle-même, délimite en son centre une cavité extra-capsulaire (fig. 9, B_2, B_3). Il semble que la *concha* nasale soit présente chez tous les Sauropsidés, mais sa taille et le contenu de sa cavité sont variables. Chez *Sanzinia*, elle est étroite, très longue et enferme sur toute sa longueur une très fine glande nasale qui est en général très volumineuse chez les Ophidiens.

Rice (1920), ayant étudié le développement d'un Scincidé, *Eumeces*, pense que la formation de cette *concha* est provoquée par la glande nasale.

Il est vrai que celle-ci peut influencer fortement la morphologie de la capsule nasale. On le constate chez l'embryon de *Sanzinia* proche de l'éclosion où la paroi latérale de la capsule nasale, en avant de son invagination dans le sillon latéral, et au niveau de la *zona anularis*, émet au-dessus de la glande nasale un prolongement cartilagineux qui, postérieurement, entoure celle-ci, formant une volute externe. Cette volute apparaît tardivement comme une déformation secondaire d'une structure cartilagineuse dont le développement est achevé. Elle est déterminée uniquement par la glande nasale. Mais alors que cette dernière existe le long de la capsule nasale de tous les Ophidiens, elle n'entraîne une pareille déformation que chez *Sanzinia*.

Au contraire, la *concha* nasale s'établit même chez les serpents dont la glande nasale, trop courte, se termine en avant du début de l'invagination de la paroi.

Par ailleurs, la *concha* nasale de *Sanzinia* possède un soutien cartilagineux dès le deuxième stade, alors que la glande nasale est encore trop courte pour pénétrer dans sa cavité.

Il est probable que le premier facteur responsable de l'invagination de la paroi latérale de la capsule est l'épithélium ollactil et non pas la glande nasale. Celle-ci ne peut agir sur cette paroi cartilagineuse qu'en provoquant des déformations tardives ; elle interviendrait ici comme facteur secondaire accentuant simplement l'enfoncement du repli conchal à l'intérieur de la chambre olfactive.

LA RÉGION INTERORBITAIRE

Les trabécules, éléments chondrocrâniens de la région interorbitaire, se situent dans l'étroit espace compris entre les volumineux sinus sanguins qui bordent la face mésiale des orbites. A ce niveau, le prolond sillon creusé dans la voûte palatine et, dorsalement, l'encéphale, tendent à occuper partiellement l'espace interorbitaire. Comprimés entre ces différentes structures, les trabécules, parallèles et proches l'un de l'autre, représentent les seuls soutiens cartilagineux. Ils se séparent dans toute la région orbito-temporale, leur portion commune, le septum nasal, étant limitée à la région ethmoïdienne. Cette condition platybasique, considérée en général comme primitive, peut avoir été acquise secondai-

Source : MNHN, Paris

rement par les Ophidiens qui se distinguent ainsi de l'ensemble des Reptiles à chondrocrâne tropibasique. Le caractère secondaire ou originel de la platytrabie chez les Ophidiens a été très discuté.

A ce sujet l'embryogenèse de *Sanzinia* n'apporte pas de renscignements, car les trabécules sont déjà séparés au stade le plus jeune disponible. Mais le développement déjà trop avancé permet d'envisager un stade antérieur à trabécule unique, d'autant plus qu'à ce premier stade, la séparation s'effectue très en arrière de la lame orbito-nasale. Cela pourrait suggérer la transformation d'un chondrocrâne légèrement tropibasique en début de développement, en un chondrocrâne typiquement platybasique chez les embryons âgés.

Mais il semble préférable de considérer cette portion de trabécule commun, présente dans la région orbitaire au premier stade, comme une partie du septum nasal. Cette portion sera par la suite englobée dans la capsule nasale dont la paroi postérieure subit un recul considérable au cours du développement.

Les nodules supra-trabéculaires

On observe dans la région interorbitaire de *Sanzinia*, outre les trabécules, certains éléments cartilagineux qui ne persistent pas chez l'adulte et qui, en général, n'existent pas chez les Ophidiens ; interprétés comme vestiges d'un chondrocrâne originel plus complexe, ils accentuent le caractère primitif de *Sanzinia*.

Au premier stade, chez les embryons les plus jeunes, un petit cartilage « supplémentaire » est situé au-dessus de chacun des trabécules, légèrement en arrière de leur point de séparation. Ces nodules pairs, rattachés aux trabécules par quelques cellules cartilagineuses hypertrophiées, ils ont, comme ceux-ci, une section elliptique, une orientation parallèle et une position symétrique par rapport à un axe médian ; une condensation de cellules mésenchymateuses les sépare suivant le plan médian du crâne, depuis l'ectoméninge jusqu'au niveau des trabécules. Chacun de ces éléments cartilagineux constitue avec le trabécule sous-jacent une sorte de paroi verticale ; ainsi s'amorcent, dans la région interorbitaire antérieure, deux septums entourant une membrane mésenchymateuse médiane. Ces structures supplémentaires courtes s'interrompent au niveau où les trabécules s'éloignent l'un de l'autre pour circonscrire la fenêtre hypophysaire (fig. 1 et pl. II A). Il est surprenant de trouver chez un Ophidien des rudiments du squelette interorbitaire qui existe en général chez les autres Reptiles sous la forme d'un septum unique. L'amorce d'un double septum interorbitaire chez le jeune embryon de *Sanzinia* nous conduit à reconsidérer le problème de la platytrabie chez les Ophidiens.

Gaupp (1878) et De Beer (1937) interprètent le septum unique des Sauriens comme résultant de la fusion des racines préoptiques des cartilages orbitaires. Il aurait une double origine qui serait conservée chez *Sanzinia*, puisqu'il n'y a pas fusion des cartilages supra-trabéculaires qui, par leur position topographique, représentent les vestiges des racines préoptiques.

Source : MNHN, Paris

Si la structure platybasique du chondrocrâne des Ophidiens dérivait de la condition tropibasique des Sauriens par division du trabécule commun, on ne retrouverait pas, conservé chez *Sanzinia*, un double septum interorbitaire pour lequel une membrane mésenchymateuse médiane exclut toute origine commune.

Au deuxième stade, toujours dans la région mi-orbitaire, existe au-dessus de chacun des trabéeules un nodule cartilagineux qui ne leur est pas attaché ; son volume est nettement inférieur à celui des structures « supplémentaires », décrites plus haut. Ces nodules indépendants, à mi-chemin entre les trabécules et l'ectoméninge, sont situés, comme ceux du stade précédent, en avant du croisement des nerfs optiques et symétriquement par rapport au plan médian qui n'est ici marqué par aucune cloison mésenchymateuse (fig. 3, 10 et pl. 11 B).

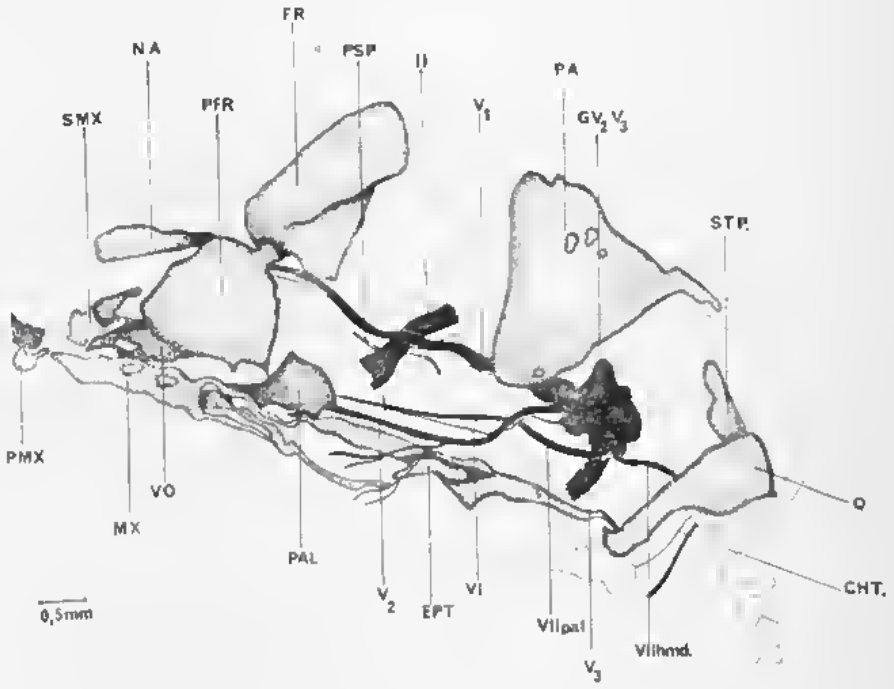


Fig. 10. — Reconstruction en vue latérale des nerfs crâniens et de l'ossification du crâne au deuxième stade.

Ayant utilisé pour la description du deuxième stade des embryons de deux âges légèrement différents, il apparaît que les nodules sont plus grands chez les individus plus âgés nettement reconnaissables par le début d'ossification du parasphénoïde entre les trabécules. Les dimensions des structures « supplémentaires » étant variables chez des individus exactement du même âge, il n'est pas possible, par suite du nombre insuffisant de spécimens examinés, d'affirmer que la taille de ces cartilages supra-trabéculaires croît en même temps que le chondrocrâne se développe.

Source : MNHN, Paris

Il semble a priori que ces nodules cartilagineux trouvés au deuxième stade représentent les restes du double septum interorbitaire décrit au stade précédent. S'ils augmentaient réellement de taille pendant les quelques jours qui séparent les deux séries d'embryons constituant notre deuxième stade, il ne pourrait s'agir de cartilages en dégénérescence, mais cela parait peu vraisemblable, d'autant plus qu'on ne les retrouve pas chez les embryons du troisième stade.

Parker fut le premier à signaler la présence de nodules cartilagineux dans la région interorbitaire d'un embryon de *Natrix natrix*. Il les décrivit comme situés dans la partie basse de la condensation mésenchymateuse de l'ectoméninge et les interpréta comme des « orbitosphénoïdes ». Par la suite ils n'ont jamais été signalés lors des nombreuses études faites sur la même espèce.

Mais Bellairs, plus récemment (1949), décrit des nodules semblables à ceux mentionnés par Parker (1879), chez un embryon de *Vipera berus*. Ne les ayant trouvés qu'à un seul stade, il en déduit que leur existence est très brève. Pringle (1954) signale chez *Causus rhombeatus* une structure analogue qui persiste pendant tout le développement jusque chez l'adulte, ce que Sulter signale à nouveau en 1962. Il s'agit de cartilages plus importants que ceux décrits précédemment, de section arrondie et de diamètre sensiblement égal à celui des trabécules dont ils sont très proches, séparés seulement par les prolongements latéraux du parasphénoïde.

Bellairs considère les éléments cartilagineux supra-trabéculaires de *Vipera berus* comme des vestiges de cartilages orbitaires en se fondant sur le fait qu'ils sont pairs. D'après les observations faites sur *Sanzinia* il s'agirait plutôt de vestiges de racines préoptiques. Chez les Reptiles, en effet, les cartilages orbitaires se réunissent et forment un plateau supraseptal au niveau de l'ectoméninge. Or les cartilages étudiés sont situés plus ventralement et de plus s'attachent aux trabécules dès les plus jeunes embryons.

Dans le but de rapprocher le chondrocrâne des Ophidiens de celui des Sauriens, Gaupp (1906) nomme « septum membraneux interorbitaire » la trame de mésenchyme qu'il observe à un stade du développement de *Natrix natrix*, trame qui s'élève des cellules mésenchymateuses groupées autour des trabécules vers les cellules condensées près de l'ectoméninge. Chez un embryon de 8 mm de la même espèce, Bellairs signale la présence d'une structure semblable. Sur l'emplacement de celle-ci il décrit, chez un embryon de 12 mm de *Python molurus*, un nodule unique qui est donc situé sur l'axe médian passant entre les trabécules, au-dessus de ceux-ci. Bellairs n'exclut pas la possibilité d'un rapprochement entre ce nodule et l'inter-trabécule existant chez les tortues (Pehrson *in* Bellairs, 1949).

Mais la présence, au plus jeune stade de *Sanzinia*, des restes de deux septums interorbitaires cartilagineux entourant une trame mésenchymateuse médiane semblable au septum membraneux décrit chez *Natrix natrix*, enlève à celui-ci la valeur de vestige du septum interorbitaire unique des Lacertiliens que Gaupp lui avait attribué ; cette

Source : MNHN, Paris

double structure empêche également tout rapprochement avec l'intertrabécule des tortues.

Les nodules sub-trabéculaires
(fig. 3, 10 et pl. III A)

Chez les embryons du deuxième stade, au niveau où les trabécules s'infléchissent et s'éloignent l'un de l'autre, existe un petit élément cartilagineux isolé au-dessous de chacun d'eux. Leur présence dans la région orbito-temporale d'un Ophidien est surprenante, puisque aucune structure comparable n'a jamais été signalée.

Chaque nodule, de section arrondie, est situé en arrière du *chiasma* optique et légèrement en avant de l'hypophyse ; proche du bord ventral du trabécule sus-jacent et un peu plus externe, il est entouré par deux muscles ptérygoïdiens ; le ptérygoïde en voie d'ossification étant placé au-dessous. La branche palatine du nerf facial court sur sa face externe et le volumineux sinus orbitaire, nettement plus latéral, comprime dorsalement le nerf profond et le pathétique contre la dure-mère ; la veine jugulaire interne *(vena capitis lateralis)* s'individualise dans cette région.

Ces nodules situés au-dessous du niveau des trabécules ne peuvent appartenir au neurocrâne et sont trop antérieurs par rapport au plateau parachordal pour être interprétés comme des vestiges d'apophyses basitrabéculaires. Ils pourraient avoir une origine viscérale et représenter un vestige du palato-carré. Il ne peut s'agir du *processus ascendens* — leur position est trop antérieure — mais plutôt du processus ptérygoïdien qui, chez les Amphibiens, atteint la limite postérieure de la capsule nasale et ne subsiste que très rarement chez les Reptiles. Cette interprétation concorde avec la position du nodule entre les muscles ptérygoïdiens et le trajet de la branche palatine du nerf facial. Cependant ce nodule cartilagineux, très proche du trabécule, est relativement éloigné du ptérygoïde osseux ; or, celui-ci se développe au contact du processus ptérygoïdien du palatin quand il persiste chez un Sauropsidé.

L'isolement de la structure en cause ne permet pas d'établir plus précisément une homologie avec un élément du chondrocrâne originel.

Le processus basitrabéculaire
(fig. 3-4, 10 et pl. III B)

Le bord du plateau basal, dans la région de la fenêtre basicrânienne, émet un processus horizontal en arrière et à la même hauteur que le nodule « subtrabéculaire », vestige du palato-carré. Tout comme celui-ci, le processus n'existe qu'au deuxième stade de *Sanzinia*. Le nerf *abducens* passe au-dessus ; au-dessous de lui, court le canal parabasal creusé dans la face latérale du plateau. Ce canal contient la branche palatine du nerf facial et la carotide interne qui, passant sous le trabécule, pénètre dans la cavité crânienne en avant du plateau. Le ganglion du nerf profond est situé au-dessus de cette apophyse, la branche maxillaire du tri-

Source : MNHN, Paris

jumeau latéralement, son ganglion, comme celui de la branche mandibulaire, se trouvant plus en arrière. Dorsalement par rapport au processus, la veine jugulaire interne *(vena capitis lateralis)* reçoit une veine hypophysaire qui émerge à cet endroit entre le prolongement ventral du pariétal en voie d'ossification et le rebord du plateau.

Par l'ensemble de ses relations nerveuses et vasculaires, ce processus se rapproche de l'apophyse basitrabéculaire d'un chondrocrâne plus complet, apophyse qui, selon Gaupp (1906), manque généralement aux Ophidiens. Il est vrai que chez *Sanzinia* le processus considéré occupe une position différente de l'apophyse basitrabéculaire, étant légèrement postérieur à la *crista sellaris* ; d'autre part il n'assure pas, comme elle, l'articulation du ptérygoïde osseux avec le neurocrâne.

Il faut noter, cependant, l'emplacement tout aussi postérieur de l'apophyse basitrabéculaire d'*Amblystoma*, situation due vraisemblablement à une avancée de la région otique par un mouvement comparable à celui qui se produit au cours du développement de *Sanzinia*.

Par ailleurs, l'absence d'articulation entre ce processus et le ptérygoïde est liée à la position très ventrale de cet os par rapport au bord du plateau basal. Cette particularité a déjà été signalée lors de la détermination du nodule cartilagineux isolé subtrabéculaire antérieur ; elle pourrait être expliquée dans les deux cas par des raisons mécaniques. En effet, un ptérygoïde libre de toute attache avec le neurocrâne, donne plus de liberté de mouvements à la mâchoire supérieure d'un serpent qui avale de grosses proies. Mais ce n'est là qu'une hypothèse à laquelle on peut opposer le cas de *Python molurus*. Chez celui-ci une apophyse du chondrocrâne rejoindrait le ptérygoïde (Gaupp, 1906 ; Haas, 1930) et occuperait une position propre à un processus basitrabéculaire.

Chez un autre Ophidien, *Natrix natrix*, De Beer (1937) décrit un petit cartilage rattaché au plateau basal de part et d'autre de la *crista sellaris*. Il le considère comme un vestige de la *pila antotica* en prenant pour argument que, comme celle-ci, ce « moignon » est percé par le nerf *abducens*. Ce nerf ne traverse pas l'apophyse présente dans la même région du chondrocrâne de *Sanzinia*, mais suit une légère dépression de sa face dorsale.

Il semble préférable de considérer le processus émis par le plateau basal chez le Boïdé comme le vestige d'une apophyse basitrabéculaire, malgré une légère différence de position.

Le problème de l'épiptérygoide

L'étude du processus basitrabéculaire conduit à envisager un autre problème d'anatomie crânienne, celui de la présence d'un épiptérygoïde.

Chez les plus jeunes embryons de *Sanzinia* il n'existe aucune formation osseuse ni cartilagineuse séparant les ganglions de l'extérieur. Le ganglion du nerf profond, proche de l'encéphale, est dorsal et légèrement médian par rapport au plateau basal, les ganglions trigéminaux, beaucoup plus volumineux, sont nettement postérieurs et se prolongent en arrière de part et d'autre du début de la capsule otique.

Source : MNHN, Paris

Au deuxième stade, le processus comparable à une apophyse basitrabéculaire n'étant pas surmonté d'un épiptérygoïde, il n'y a pas de *cavum epiptericum* semblable à celui que l'on trouve chez *Lacerta*.

Chez les embryons les plus âgés, le pariétal fort développé s'étend latéralement au ganglion de Gasser et une formation osseuse nouvellement apparue dissimule partiellement, en vue externe, la masse des ganglions trigéminaux (fig. 11 et pl. IV A).

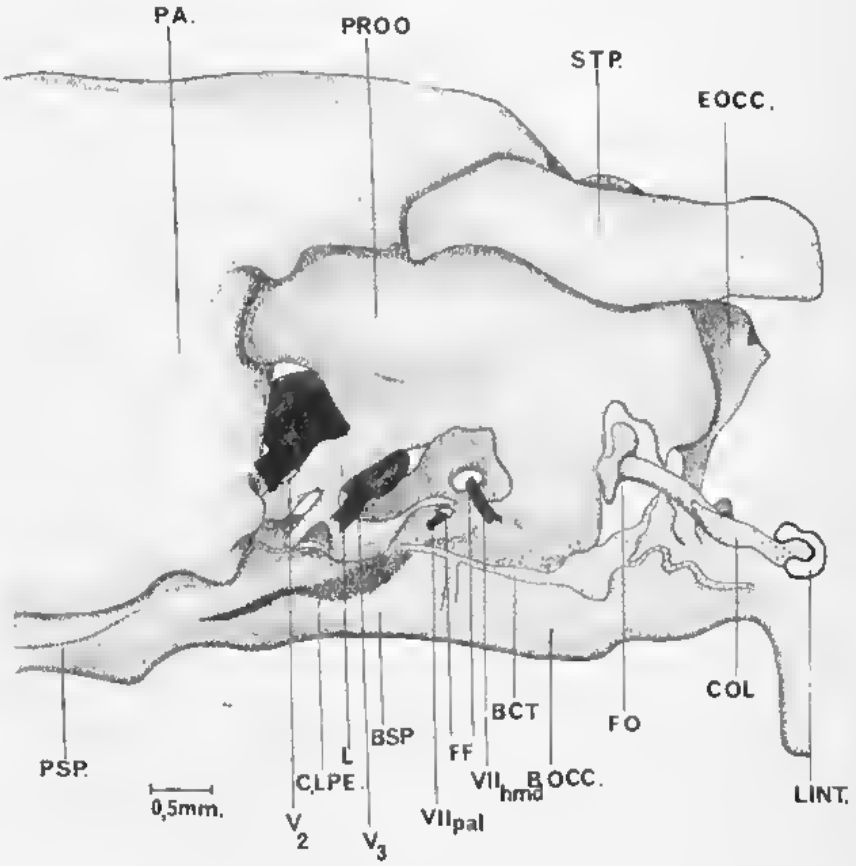


Fig. 11. — Reconstruction en vue latérale de la région otique du crâne.

Parker (1878) décrit, chez *Vipera aspis*, une formation analogue qui, bordant antérieurement le foramen de sortie des branches maxillaire et mandibulaire, constitue une paroi latérale pour le ganglion de Gasser. Il l'interprète comme un « alisphénoïde ». Hoffman (1890) signale aussi chez *Vipera aspis* un « alisphénoïde », mais fenestré et traversé par le nerf profond, que Peyer (1912) considère seulement comme une extension ventrale du prootique. Brock (1929) signale chez *Leptodeira* un processus basitrabéculaire surmonté d'une ossification qu'elle appelle projection « x » puis interprète comme un épiptérygoïde. Pourtant, après l'étude d'un embryon d'*Acontias*, Lacertilien au chondrocrâne très dégénéré,

Source : MNHN, Paris

mais pourvu d'un véritable épiptérygoïde, et après avoir constaté sur un stade plus âgé de *Leptodeira* que la projection « x » se trouve placée entre la sortie de la branche maxillaire et de la branche mandibulaire du nerf trijumeau, donc en arrière de la position normale d'un épiptérygoïde, Bnock est revenue sur son interprétation. Elle assigne à l'os « x » une double origine, affirmant qu'il se soude en deux endroits avec le plancher, par une suture interne avec la partie dorsale ou basisphénoïde et par une suture externe avec la partie ventrale ou parasphénoïde.

En 1954, sur des serpents africains, Pringle décrit un fragment osseux latéral par rapport aux ganglions trigéminaux. Il souligne qu'il s'agit d'un os indépendant, mais ne donne aucun avis sur son origine.

De Beer accepta le terme d'épiptérygoïde correspondant à la première interprétation de Brock, mais vit ensuite dans cette formation osseuse une structure particulière aux crânes des Ophidiens.

Il apparaît donc que les auteurs ont interprété de façons diverses cette portion de paroi latérale osseuse, la considérant soit comme un élément chondrocrânien ossifié, soit comme une extension de la capsule otique, soit comme une formation osseuse indépendante et caractéristique des Ophidiens. En outre, il faut souligner que les rares descriptions précises ne concordent pas, surtout sur la position et les connexions nerveuses de cet os.

Chez *Sanzinia*, au troisième stade embryonnaire, lorsque l'ossification est très développée, la cavité contenant les ganglions des nerfs profond et trijumeau est isolée de l'extérieur, en avant, par le prolongement du pariétal, et, en arrière d'une large ouverture latérale, par une formation osseuse reliant le plancher et le prootique. A cette formation, nous avons donné le nom de latérosphénoïde. Le nerf profond sort de la cavité crânienne, très en avant, par le *foramen magnum orbitale*, la branche maxillaire, entre le pariétal et le latérosphénoïde, et la branche mandibulaire, en arrière de ce dernier. Le latérosphénoïde débute par deux processus antérieurs et ventraux, et vers l'arrière il se divise en deux portions. La moitié supérieure se soude à un processus ventral du prootique et comme la ligne de suture reste visible, ce fait exclut une origine possible à partir du prootique. La moitié inférieure se raccorde au plancher bordé par une bande étroite de cartilage mais on ne peut en déduire une origine cartilagineuse du latérosphénoïde. En effet, il n'est pas en continuité avec la crête cartilagineuse elle-même mais soudé à une mince couche d'os enchondral qui la recouvre. Cette formation enchondrale appartient au basisphénoïde si l'on accepte le canal parabasal comme ligne de démarcation entre les deux éléments constituant le plancher de la cavité crânienne. Ainsi le latérosphénoïde ne se soude ventralement qu'avec le basisphénoïde et non pas par deux sutures distinctes avec deux os différents comme Brock (1929) l'a décrit chez *Leptodeira*.

En résumé, chez *Sanzinia*, la formation osseuse considérée est un os de membrane ayant une origine unique. Il ne dérive ni de la capsule auditive, ni du plancher de la cavité crânienne. Bien que constituant une paroi latérale pour le ganglion de Gasser, il ne peut être l'homologue d'un épiptérygoïde (ni a fortiori d'un alisphénoïde) mais apparaît plutôt comme un élément original propre au crâne des Ophidiens.

Source : MNHN, Paris

LA RÉGION AUDITIVE ET POSTÉRIEURE DU CHONDROCRÂNE

Développement de la columelle et de la platine columellaire

La fenêtre vestibulaire ou fenêtre ovale s'ouvre dans la paroi latérale de la capsule auditive en arrière du foramen facial et au-dessus de la fissure basicapsulaire.

Chez les plus jeunes embryons de *Sanzinia*, la région de la paroi latérale qui borde antérieurement la fenêtre ovale est moins bien chondrifiée que l'ensemble de la capsule et la portion antérieure de cet orifice est comblée par une épaisse condensation de cellules mésenchymateuses. Une baguette cartilagineuse à extrémité arrondie repousse ce mésenchyme vers l'intérieur de la cavité. Cette partie profonde de la columelle est à un stade avancé de chondrification (pl. V A).

Au stade suivant, une platine cartilagineuse se différencie dans le mésenchyme qui obstrue une partie de la fenêtre ovale ; elle n'en touche pas les bords et n'est rattachée à la capsule auditive que par quelques fibres de tissu conjonctif (pl. V B).

Chez les embryons âgés, la platine s'étant ossifiée, elle n'est plus reliée à la capsule auditive, le tissu mésenchymateux qui l'entourait au stade précédent ayant disparu. Cette platine semble coiffer l'extrémité columellaire où débute l'ossification formant un mince anneau périchondral à mi-longueur de la tige dont la partie distale demeure cartilagineuse.

Le problème de l'origine de la columelle

La trame mésenchymateuse observée dans la portion antérieure de la fenêtre ovale au premier stade de *Sanzinia* est en continuité avec une paroi de capsule otique encore mal chondrifiée dans cette région ; cette trame ne constitue pas une véritable connexion entre paroi et columelle, puisqu'elle est simplement repoussée par cette dernière. Ce mésenchyme qui appartient à la capsule otique ne paraît donc pas participer à l'édification de la columelle.

Toutefois, c'est dans ce tissu que se différencie le cartilage de la platine qui aurait donc une origine indépendante de la columelle.

On peut supposer que chez des embryons plus jeunes existait une liaison mésenchymateuse entre la columelle et le squelette hyoïdien. Ceci permettrait d'envisager une origine hyoïdienne pour une partie au moins de la columelle des Ophidiens ; semblable origine a été démontrée à plusieurs reprises pour le stapes des Sauropsidés. Il faut noter cependant que la columelle des Ophidiens diffère de celle des Sauropsidés par sa forme et certaines connexions nerveuses et vasculaires.

De Beer (1937) est le seul à avoir décrit chez un serpent, *Natrix natrix*, à un stade encore mésenchymateux, une liaison entre la columelle

Source : MNHN, Paris

et le cératohyal, une connexion procartilagineuse avec le bord ventral apparaissant dans les stades âgés. Se fondant sur ces faits, De Beer admet pour la columelle une origine hyoïdienne uniquement et explique par des « raisons mécaniques », qu'il ne précise pas, l'apparition tardive d'une connexion avec la capsule auditive.

Mais Muller ayant observé une columelle rattachée aux bords de la fenêtre ovale sur de trés jeunes embryons de *Natrix natrix*, affirme que cette structure provient de la capsule otique.

Seules des expériences d'excision du matériel otique et hyoïdien ou d'inhibition de son développement — expériences difficilement réalisables sur des embryons d'Ophidiens, même ovipares — fourniraient des données valables sur l'origine de la columelle.

La columelle et son articulation avec le carré

Au premier stade de *Sanzinia*, la columelle est une baguette cartilagineuse inclinée vers l'avant et dirigée presque perpendiculairement au carré, lame cartilagineuse située latéralement à la capsule otique et dont la hauteur augmente vers l'arrière. Un petit nodule de cartilage isolé au-dessus de l'extrémité distale encore procartilagineuse de la columelle vient se souder au bord ventral du carré (fig. 12 et pl. VI A).

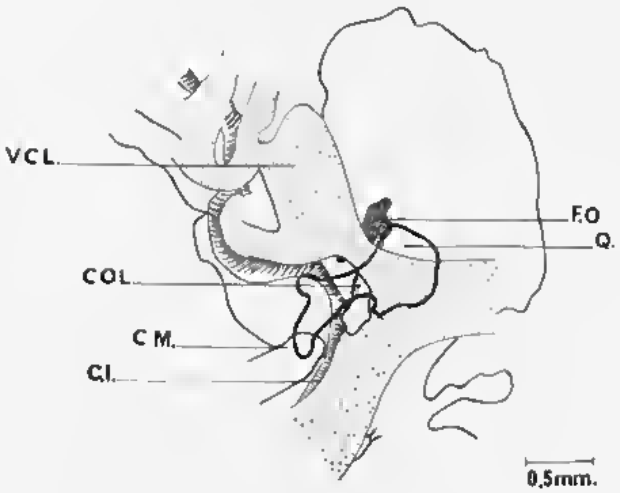


Fig. 12. — Premier stade. Reconstruction en vue latérale montrant le trajet des vaisseaux sanguins par rapport à la columelle.

Au deuxième stade, la columelle a pivoté autour de son insertion dans la fenêtre ovale et s'oriente vers le bas et vers l'arrière en restant sensiblement perpendiculaire au carré. Un nodule procartilagineux existe encore entre son extrémité distale et la face ventrale du carré (pl. VI B). Ce dernier, plus long qu'au stade précédent, se redresse vers l'arrière et tend à se placer dans une position verticale. Cet os s'étire dans sa portion postérieure contre le supratemporal et dans sa portion ventrale vers l'extrémité stapédiale (fig. 13).

Source : MNHN, Paris

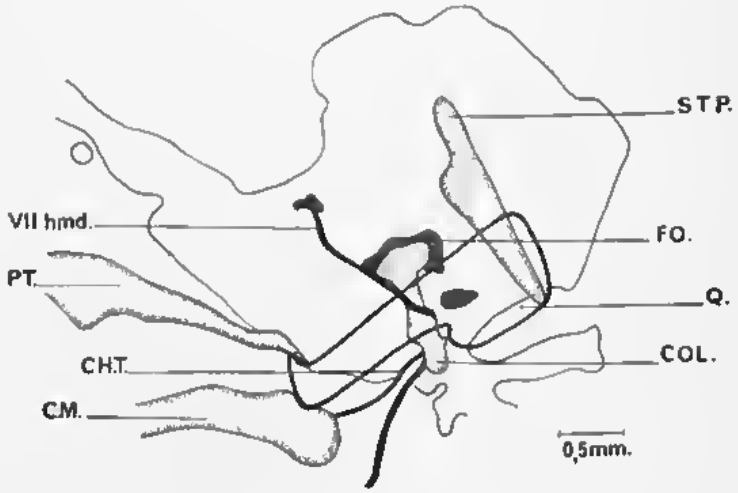


FIG. 13. — Deuxième stade. Reconstruction en vue latérale montrant le trajet des nerfs par rapport à la columelle.

Au troisième stade, la columelle est orientée plus vers l'arrière, se plaçant dans un plan horizontal perpendiculaire au carré, maintenant redressé contre la région postérieure de l'arc occipital. Le carré est alors une lame allongée ossifiée dont le sommet, encore cartilagineux, dépasse le toit crânien, en raison de l'étirement considérable de sa portion dorsale postérieure, étirement amorcé au stade précédent. Le niveau de son articulation avec la columelle n'a pas changé par rapport à l'ensemble de la capsule auditive, mais cette articulation a été simplement entraînée vers l'arrière suivant un plan horizontal, par le mouvement de rotation qui a déterminé le redressement du carré (fig. 14).

La columelle, arrondie à son extrémité, se termine contre un processus osseux de la face postéro-mésiale du carré. Une membrane mésenchymateuse commune enveloppe l'extrémité de ce processus et celle de la columelle, délimitant une sorte de cavité synoviale ; la surface légèrement concave du processus du carré est revêtue d'une couche de cartilage au niveau de l'articulation. Dans l'enveloppe fibreuse se différencient deux centres procartilagineux diamétralement opposés qui se rejoignent au milieu de la cavité et forment une lamelle concave sur ses deux faces entre le processus et l'extrémité columellaire (pl. IV B).

La disposition des nerfs et des vaisseaux par rapport à la columelle, ne varie pas aux différents stades, bien que cette dernière subisse de considérables changements d'orientation. La branche hyomandibulaire du nerf facial, après son émergence par le foramen facial se dirige vers l'arrière, passe au-dessus de la columelle et descend le long d'une dépression de la face postérieure de celle-ci. Ayant donné la *chorda tympani* en arrière, elles reviennent l'une et l'autre vers l'avant et la *chorda tympani* rejoint la face mésiale du cartilage de Meckel. La veine jugulaire interne descend en arrière de la columelle dans la dépression de sa face postérieure tandis qu'en avant monte la branche orbitaire de la carotide interne située ventralement (fig. 12, 13, 14).

La columelle peut être entièrement ossifiée chez *Vipera* (PEYER,

Source : MNHN, Paris

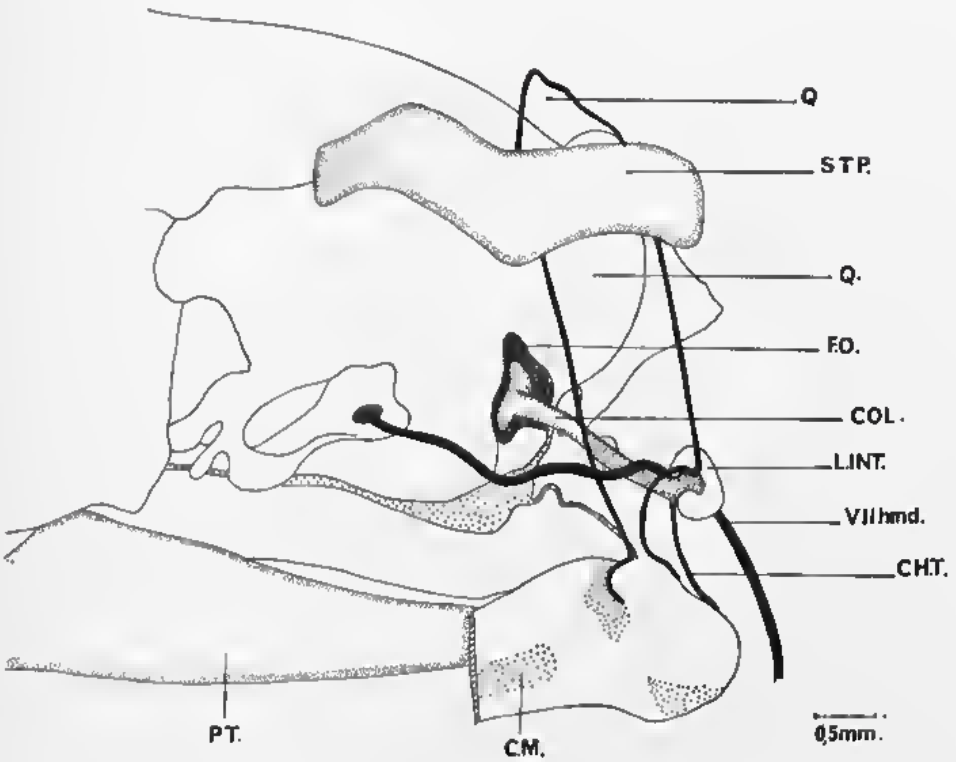


FIG. 14. — Troisième stade. Reconstruction en vue latérale de la région postérieure du crâne.

1912) et *Leptodeira* (BROCK, 1929) tandis qu'elle conserve une extrémité cartilagineuse chez le Python (VERLUYS, 1936), *Typhlops* (SMIT, 1949) et *Sanzinia*. Toutefois cette extrémité cartilagineuse ne peut être considérée comme une caractéristique des serpents dits primitifs puisque SUTLER (1962) la décrit aussi chez un Vipéridé, *Causus rhombeatus*.

Pourtant SMIT interprète cette portion cartilagineuse comme le vestige d'une extracolumelle en établissant une comparaison avec la columelle du lézard dont la partie distale ne s'ossifie pas. Cette opinion ne peut être prise en considération, car ce que VERLUYS nomme « extracolumelle » chez le lézard correspond à un centre de chondrification et non à la limite de l'ossification du stapes.

DE BEER tente un rapprochement entre la columelle d'un serpent, *Natrix natrix*, et celle du lézard, et les considère comme homologues malgré la différence du trajet de la *chorda tympani* qu'il explique par la disparition, chez les Ophidiens, de la portion extracolumellaire, suivant en cela la théorie de GOODRICH selon laquelle ce trajet serait identique chez tous les Sauropsidés. Ainsi, l'extrémité cartilagineuse de la columelle de *Sanzinia* ne pourrait être considérée comme une extracolumelle lacertilienne que si elle était placée ventralement et latéralement par rapport au trajet de la *chorda tympani*.

Le nodule cartilagineux isolé contre la portion postérieure de la

Source : MNHN, Paris

columelle des jeunes embryons de *Sanzinia* se retrouve chez les embryons de plusieurs Ophidiens où il a été interprété de diverses façons : pour Parker (1879) c'est un stylohyal (nodule intercalaire ou supra-stapédial), pour Gadow (1901) une extracolumelle et pour Bäckstrom (1931) un vestige de processus interne ; chaque auteur ayant cherché à établir une homologie entre ce nodule et une portion du stapes des autres Sauropsidés.

L'hypothèse d'une homologie avec le processus dorsal a été admise par De Beer pour qui le nodule trouvé chez *Natrix natrix* correspond au nodule intercalaire de *Lacerta*. Le processus dorsal de *Lacerta* entre en contact chez l'embryon avec le processus parotique, et chez l'adulte, il n'en subsiste qu'un vestige sous forme d'un nodule proche de la capsule otique, le nodule intercalaire.

Au cours du développement de *Natrix natrix*, ce même nodule rejoint le carré et non la crête parotique qui n'existe pas chez les Ophidiens. Ainsi il faudrait admettre une translation du point de contact du processus dorsal de la columelle depuis la crête parotique du lézard jusqu'au carré des Ophidiens. De Beer tente d'expliquer cette translation en s'appuyant sur la description du stapes de *Sphenodon* dont le processus dorsal, soudé au carré, touche également la crête parotique de la capsule otique ; cette disposition représenterait un stade intermédiaire entre le contact existant chez le lézard et l'articulation avec le carré, propre aux Ophidiens. La perte de la membrane tympanique rapprocherait l'oreille des Ophidiens de celle de *Sphenodon* qui possède, par ailleurs, un stapes aussi complexe que celui des Sauriens.

Brock, Pringle, Sutler suivent l'interprétation de De Beer et nomment stylohyal le processus ossifié du carré des Ophidiens, considérant ce processus comme le résultat de la soudure du nodule cartilagineux indépendant ou nodule intercalaire des stades plus jeunes.

Si le nodule cartilagineux des Ophidiens présente une homologie avec l'un des processus du stapes lacertilien, il paraît plus logique d'admettre que l'articulation entre la columelle et le carré s'effectue par l'intermédiaire d'un vestige du processus interne que par celui d'un processus dorsal. En effet, chez *Lacerta*, le processus interne est orienté vers le carré. En raison de l'espace considérable qui sépare chez *Sanzinia* l'articulation columellaire de ce qui pourrait être une crête parotique sur la capsule auditive, admettre l'homologie du processus considéré avec le processus dorsal lacertien impliquerait la réalisation d'une très importante translation. Mais, on peut considérer que ce grand espace entre l'articulation carré-columelle et l'emplacement d'une crête parotique est dû à l'étirement dorsal d'une portion du carré — étirement réellement suivi sur les différents stades — qui va s'appliquer latéralement contre le supratemporal. Il ne s'agit plus alors d'une translation très importante de l'articulation columellaire, mais de la réalisation tardive d'une structure purement adaptative palliant l'absence d'articulation avec la capsule auditive.

On peut donc conserver l'interprétation de De Beer et considérer le nodule comme un vestige de processus dorsal (stylohyal) qui se soude au carré et s'ossifie en un processus médian chez les embryons les plus âgés.

Source : MNHN, Paris

La lamelle décrite au troisième stade entre le processus ossifié et l'extrémité columellaire ne peut être rapportée au *stapes* lacertilien. Elle provient de la gaine mésenchymateuse qui enveloppe l'articulation et n'existe pas dans les stades plus jeunes. Ce n'est peut-être que le résultat de l'épaississement de la fine trame de mésenchyme qui sépare, au premier et au deuxième stade, l'extrémité procartilagineuse de la columelle du nodule isolé. Au troisième stade, la partie antérieure de la columelle étant en continuité avec la gaine de l'articulation, on peut l'interpréter comme un simple repli de celle-ci à l'intérieur de la poche synoviale. Mais les replis que nous avons pu observer dans les articulations des autres Reptiles ont une structure différente, correspondant à un mésenchyme fibreux. La structure de la lamelle présente une forte ressemblance avec du procartilage, la différence entre celui-ci et un mésenchyme dense étant difficile à établir avec la coloration à l'Azan (une coloration plus sélective permettrait de déceler la présence de muccopolysaccharides). Même procartilagineux, ce nodule n'a certainement qu'un rôle mécanique et ne représente pas le vestige d'une structure primitive.

Le trajet de la *vena capitis lateralis* chez *Sanzinia* concorde avec celui de *Lacerta* ; dans les deux cas cette veine passe au-dessus de la columelle et descend en arrière de celle-ci. Mais il n'en est pas de même pour le trajet de la branche orbitaire de la carotide interne qui monte en avant de la columelle chez *Sanzinia* comme chez *Natrix* (De Beer), trajet différent de celui des autres Sauropsidés, à l'exception de *Sphenodon*. Chez les Ophidiens, la position antérieure de l'artère orbitaire pourrait être expliquée par le recul de la columelle, lié à des modifications générales de cette partie postérieure du chondrocrâne, entraînées par l'agrandissement de la bouche. Cependant des changements analogues ne se sont pas produits dans les rapports avec la branche hyomandibulaire du facial et avec la veine jugulaire interne qui sont simplement plus proches de la face postérieure de la columelle que chez les Sauriens, mais ne sont pas passés en avant.

Détermination des os otiques et occipitaux (fig. 15)

La portion postérieure du crâne est entièrement ossifiée au troisième stade, à l'exception de quelques étroites bandes cartilagineuses correspondant aux vestiges du chondrocrâne. Ces bandes persistent en bordure des os otiques, des occipitaux et du plancher de la cavité crânienne, soulignant leurs limites indistinctes chez l'adulte où l'ossification est complète et les soudures achevées. Un réseau d'interstices contenant des bandelettes cartilagineuses est particulièrement net sur la face mésiale de la capsule otique où il détermine trois régions.

La région antérieure, relativement étroite, correspond au prootique et à son expansion ventrale vers le plateau basal.

La région postérieure paraît être constituée par l'opistotique et par l'exoccipital. La ligne qui sépare le prootique de la formation osseuse postérieure passe au niveau du foramen acoustique postérieur, donc

Source : MNHN, Paris

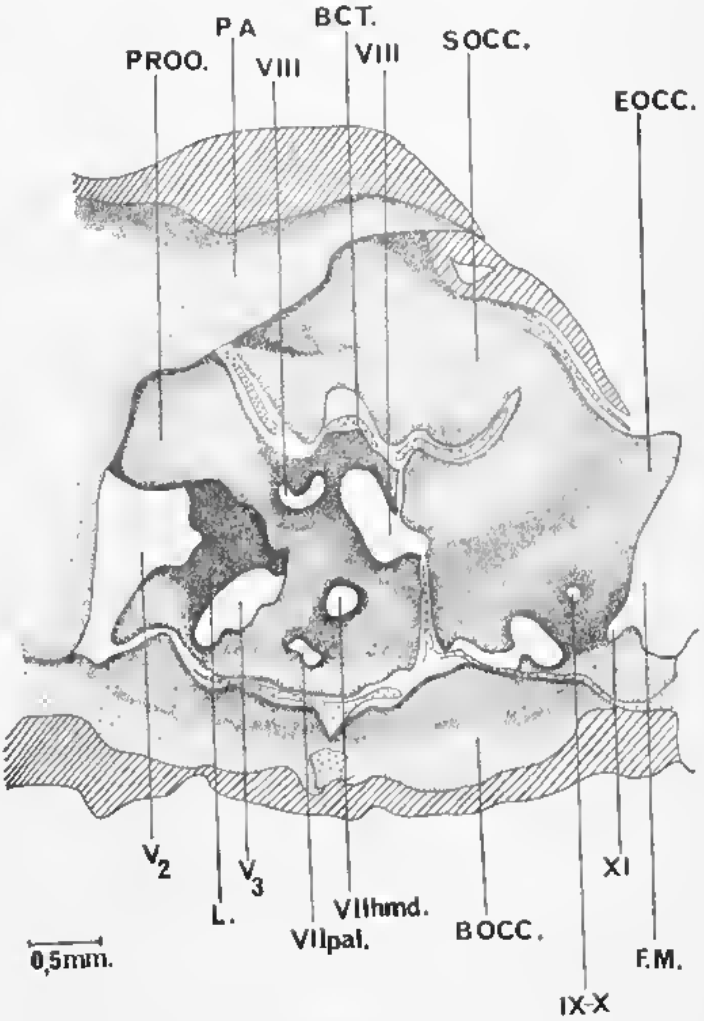


Fig. 15. — Reconstruction de la face mésiale de la capsule otique au troisième stade.

très en avant de la fenêtre ovale qui ne se trouverait pas, comme il est généralement admis, à la limite du prootique et de l'opisthotique, mais nettement plus en arrière. Cependant, comme la fenêtre est située sur la face externe de la capsule auditive, alors que la ligne cartilagineuse marquant la limite postérieure du prootique est visible sur la face mésiale, on peut supposer que le prootique s'étend plus vers l'arrière du côté externe que du côté interne. La fenêtre ovale aurait alors une situation normale chez *Sanzinia*. Par ailleurs, la bande cartilagineuse qui suit le bord du plateau basal ossifié, s'épaissit considérablement au niveau de la fenêtre ovale, sur la face externe, et le cartilage atteint le bord ventral de l'orifice, confirmant que celui-ci prend place entre deux os (fig. 11).

Toutefois, ces derniers pourraient être le prootique et l'exoccipital comme le suggère Smit (1949) chez *Typhlops delalandii*, puisque rien ne permet de distinguer un opisthotique d'un exoccipital. La fissure

Source : MNHN, Paris

métotique n'existe plus à ce troisième stade ; un orifice de taille réduite subsiste seul pour le passage des nerfs glossopharyngien et vague.

Une région supérieure existe aussi, délimitée uniquement sur la face mésiale de la capsule, région dont le sommet est recouvert par l'expansion mésiale du pariétal. Elle occupe la position de l'épiotique, mais n'est pas séparée par une bande cartilagineuse du supraoccipital qui constitue la portion postérieure de la voûte crânienne alors que ce dernier est nettement distinct des os qui, plus ventralement, entourent le *foramen magnum*. Cette région supérieure, d'origine enchondrale, correspond probablement à une expansion du supraoccipital sur la face mésiale de chacune des capsules, jouant ainsi le rôle d'un épiotique absent. Au-dessous du foramen facial, la bordure du plancher s'épaissit, séparant une portion antérieure de celui-ci, le basisphénoïde, d'une portion postérieure, le basioccipital, tous deux enchondraux.

Le plancher de la cavité crânienne

Les embryons du troisième stade ont un parasphénoïde qui englobe les trabécules et dont la portion ventrale, très découpée, forme une « quille » centrale et deux « ailes » latérales. Cet os s'articule ventralement et dorsalement, par rapport aux trabécules, avec le prolongement du frontal, contrairement aux autres Ophidiens, à l'exception de *Typhlops delalandii* (Smit, 1949), chez lesquels l'articulation ne s'effectue que ventralement.

On a parfois comparé la portion dorsale du parasphénoïde à un os qui occupe la même position par rapport aux trabécules chez les Actinoptérygiens et chez *Amblystoma*, l'orbitosphénoïde. Mais chez *Sanzinia*, le *foramen magnum orbitale* s'ouvrant dans le frontal, l'extension dorsale du parasphénoïde, tout comme chez *Typhlops*, ne peut être un orbitosphénoïde.

Postérieurement, le cartilage des trabécules dégénère et sur leur emplacement subsistent deux cavités dans l'épaisseur du parasphénoïde. A un certain niveau chaque cavité s'ouvre sur la face ventrale, déterminant un canal pour la branche palatine du nerf facial, et la carotide interne qui, à cet endroit, traverse le plancher, émerge par la face dorsale et se dirige vers l'encéphale. En arrière, la partie ventrale du parasphénoïde subsiste seule entre les canaux parabasaux. Plus postérieurement encore, à partir des deux formations osseuses entourant les canaux parabasaux, la partie dorsale du plancher se reconstitue et se soude intimement à la portion ventrale, c'est-à-dire au parasphénoïde. Cette ossification dorsale est bordée de chaque côté d'une bande de cartilage qui engendre encore de l'os enchondral vers l'extérieur et vers le plancher. Ceci nous permet de dire qu'à ce niveau le plancher paraît formé de deux éléments : une ossification dorsale enchondrale, le basisphénoïde, et une ventrale, entre les canaux basaux seulement, en continuité avec le parasphénoïde vers l'avant, qui correspond à l'extrémité postérieure de celui-ci, non distinguable du basisphénoïde. La difficulté d'interprétation que présente chez un serpent adulte la soudure totale de ces deux os les a fait souvent réunir sous le même nom de « parabasisphénoïde » (Bellairs, 1949).

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE ET CONCLUSION

LE CHONDROCRANE DANS L'ENSEMBLE DES OPHIDIENS

La capsule nasale

La capsule nasale des Ophidiens ne subit pas de phénomène de résorption ni d'ossification quand son développement est achevé, mais un important changement dans l'orientation de la région ethmoïdienne, qui se poursuit jusqu'à l'éclosion.

Les cupolae anteriorae.

Les cupolae anteriorae sont toujours hautes chez les Ophidiens, mais leurs dimensions sont plus importantes chez les Vipéridés et les Elapidés par rapport à l'ensemble de la capsule nasale qui se redresse incomplètement au cours de leur développement. Les *cupolae anteriorae* demeurent alors inclinées vers la face ventrale tandis que le septum nasal fait un angle avec les trabécules.

Le redressement de la capsule est complet chez *Sanzinia* adulte et le septum nasal se situe dans l'alignement des trabécules. Les *cupolae anteriorae* sont sensiblement de même hauteur que l'ensemble de la capsule.

Le processus rostral.

Les *cupolae anteriorae* de *Sanzinia* ne sont pas réunies ventralement par le processus rostral de l'extrémité antérieure du septum nasal, caractère qui, selon Bellairs (1949), existe chez *Xenopeltis*, et selon Pringle (1954), chez *Causus*.

Le processus alaire inférieur.

La taille des processus latéro-ventraux des *cupolae anteriorae* varie considérablement dans l'ensemble des Ophidiens. Courts chez *Sanzinia*, ils sont longs et nettement détachés de la capsule nasale chez *Xenopeltis* et *Typhlops*, et atteignent leur plus grande longueur avec des Vipéridés comme *Causus*.

Le processus alaire supérieur.

Le processus alaire supérieur existe chez la plupart des serpents ; de taille variée, il n'est jamais assez long pour atteindre le plancher de la capsule nasale et constituer une limite postérieure complète pour la *fenestra narina*. Ces processus, très nets chez les Vipéridés et les Colubridés, à peine visibles chez *Sanzinia*, sont absents chez *Typhlops*.

La lame transversale antérieure.

Le plancher de la capsule nasale des Ophidiens est très incomplet ; il est constitué en grande partie par la lame transversale antérieure émise par l'extrémité antérieure du septum nasal qui s'oriente vers l'extérieur et vers l'arrière.

Source : MNHN, Paris

Typhlops est le seul Ophidien chez lequel cette lame se sépare du septum nasal et se situe trés en arriére, au niveau de la paroi postérieure de la capsule.

La lame antérieure est en général orientée vers la paroi latérale de la capsule. Elle ne la rejoint que chez *Natrix natrix* (De Beer, 1938) et *Sanzinia*, en formant une *zona anularis* qui enveloppe à la fois le sac nasal et l'organe de Jacobson. Très allongée chez *Xenopeltis*, elle s'étend au-delà de la paroi latérale, vers l'extérieur ; dépourvue de connexion cartilagineuse avec cette dernière, elle est reliée au cartilage de Jacobson. Celui-ci, de forme sensiblement constante dans l'ensemble des Ophidiens, peut changer d'emplacement et de connexions : soudé à la lame transversale antérieure chez *Xenopeltis* et *Sanzinia*, mais non chez *Dasypeltis*, *Causus* et *Leptodeira* ; il est relié à la paroi latérale chez *Lamprophis*.

Le cartilage ectochoanal et le cartilage hypochoanal.

La taille et la forme du cartilage hypochoanal, propre au crâne des Ophidiens, semble varier suivant l'espéce. Cet élément manque à *Typhlops*. Il est situé en général dans un plan parallèle au cartilage ectochoanal qui se projette vers l'arrière à partir de la lame transversale antérieure, mais peut aussi se trouver isolé quand celle-ci, très réduite, se limite à l'extrémité antérieure de la capsule comme chez Causus.

Très court, le cartilage ectochoanal de *Sanzinia* est rattaché à la portion antérieure du cartilage hypochoanal, mais il atteint son extrémité postérieure chez *Causus* et *Lamprophis*. Le cartilage hypochoanal prend avec *Xenopeltis* un aspect particulier puisqu'il se place dans l'alignement du cartilage ectochoanal et dépasse vers l'arrière la lame orbito-nasale ; il constitue alors, avec le palatin, une sorte de palais secondaire au-dessus du canal naso-pharyngé. C'est une disposition comparable qu'on rencontre chez *Sanzinia* où le cartilage ectochoanal est extrêmement court tandis que le cartilage hypochoanal, plus ventral et dirigé vers l'arrière, forme un plateau assez large qui cependant ne constitue pas un palais secondaire en raison de l'absence de canal naso-pharyngé.

La concha nasale.

La *concha* nasale se trouve chez tous les Ophidiens où ses dimensions et la nature du contenu de sa cavité sont variables. Chez *Sanzinia*, elle renferme la glande nasale qui s'étend jusqu'à son extrémité postérieure. Cette glande ne pénètre que dans la partie antérieure de la cavité conchale chez *Lamprophis*, *Dasypeltis*, *Xenopeltis*, et, beaucoup plus courte chez les Vipéridés, elle n'atteint pas l'entrée de la *concha* qui est alors remplie par du tissu conjonctif.

La *concha* nasale est de forme très simple chez *Natrix*, *Lamprophis*, et *Vipera*. Une chambre latérale annexe la dissimule en vue externe chez *Leptodeira*, *Hemachatus*, *Sanzinia*. Elle se complique avec cette dernière forme d'une petite paroi interne séparant, dans la partie antérieure, le canal de la glande nasale de ses glomérules. La *concha* nasale prend aussi un aspect particulier chez *Dasypeltis*, une expansion cartilagineuse descendant ventralement pour entourer le conduit lacrymal.

Source : MNHN, Paris

La lame orbito-nasale.

La lame orbito-nasale forme chez tous les Ophidiens une limite nette entre la région ethmoïdienne et la région orbito-temporale. Attachée au septum nasal chez *Lamprophis*, *Dasypeltis*, *Hemachatus*, *Leptodeira*, elle est libre chez *Natrix*, *Vipera*, *Causus*, *Typhlops*, *Xenopeltis* et *Sanzinia*.

La région orbito-temporale du chondrocrâne

Le chondrocrâne des Ophidiens, dans sa portion orbito-temporale, est constitué par les trabécules situés au-dessous de l'encéphale et entre les orbites. Bien que ces dernières soient plus ou moins développées par rapport au reste du crâne suivant les espèces (chez *Typhlops*, *Leptotyphlops*, *Xenopeltis*, les yeux sont très réduits) le diamètre et la forme des trabécules demeurent sensiblement les mêmes. On note pourtant leur réunion en un septum nasal dès la région mi-orbitaire chez *Typhlops*.

Dans la partie postérieure de la région orbitaire, les trabécules se soudent au plateau parachordal en s'écartant de chaque côté de l'hypophyse chez tous les Ophidiens. L'extrémité postérieure des trabécules de *Lamprophis* (Pringle, 1954) est percée d'un foramen pour la carotide interne ; ce foramen existe aussi chez *Natrix natrix* (De Beer), mais en position plus postérieure, dans le plateau parachordal, latéralement à la *crista sellaris*. Chez les autres serpents étudiés, comme *Sanzinia*, le foramen carotidien manque ; la carotide interne quitte le canal parabasal et passe au-dessous des trabécules avant de pénétrer dans la cavité crânienne par la fenêtre hypophysaire.

Le plateau parachordal

Le plateau est percé d'une fenêtre basicrânienne dont la forme varie dans l'ensemble des Ophidiens. Chez *Natrix*, *Dasypeltis*, *Lamprophis*, *Leptodeira* et certains Vipéridés comme *Causus* et *Vipera*, elle est ovalaire ou triangulaire. Pringle la décrit très allongée chez *Hemachatus*, où elle atteint presque l'extrémité postérieure du plateau parachordal. Réduite chez *Sanzinia*, elle n'apparaît qu'au deuxième stade, obturée ventralement par une fine membrane sur laquelle repose la corde. Celle-ci, après avoir traversé la fenêtre basicrânienne atteint parfois la *crista sellaris*. Elle dégénère en grande partie pendant la première moitié du développement embryonnaire.

De Beer (1937) décrit chez *Natrix natrix*, immédiatement en arrière du foramen carotidien, une fenêtre « x » dans le plateau parachordal, au niveau de la *crista sellaris*, foramen qui n'est traversé par aucun nerf, ni par un vaisseau sanguin. On le trouve aussi chez *Lamprophis*, *Causus*, *Hemachatus* mais il manque à *Sanzinia*.

L'emplacement du passage du nerf glossopharyngien à travers la paroi crânienne semble varier d'un individu à l'autre à l'intérieur d'une même espèce. En effet, De Beer constate que chez un spécimen de *Natrix natrix*, ce nerf emprunte d'un côté le foramen de la veine jugulaire,

Source : MNHN, Paris

tandis que de l'autre il possède son propre foramen. Pour Gaupp (1906) et Bäckström (1931), chez la même espèce, *Natrix*, il traverse la face mésiale de la paroi par son propre orifice avant de sortir à l'extérieur par le *recessus scalae tympani*. Le nerf glossopharyngien émerge de la partie postérieure du plateau basal de *Leptodeira* tandis que chez les jeunes embryons de *Sanzinia* il traverse le *recessus scalae tympani* ; à un stade plus âgé, où le recessus n'existe plus, il sort, avec le nerf vague, par un petit orifice en arrière de la fenêtre ovale.

La capsule otique et la columelle

La morphologie de la capsule otique et celle de la columelle sont remarquablement constantes chez tous les Ophidiens puisqu'on note simplement quelques variations dans l'insertion de la platine sur la fenêtre ovale au cours du développement embryonnaire, différences qui ont été utilisées comme arguments dans les discussions sur l'origine de la columelle.

La columelle des Ophidiens a l'aspect d'une baguette dirigée vers le carré ; le nodule ou le processus qui assure son articulation avec ce dernier, a donné lieu à des interprétations diverses de la part des auteurs qui ont considéré le problème de son homologie avec le stapes de type saurien. Ce nodule semble bien correspondre au nodule intercalaire du lézard.

La membrane tympanique manque à tous les serpents et il se produit toujours un changement d'orientation de la columelle au cours des développements observés. La platine est située en face du *cavum* vestibulaire, dans une position très antérieure, non fonctionnelle aux plus jeunes stades. Puis, la tige s'oriente vers l'arrière, mouvement sans influence sur la conduction des sons, mais qui provoque un recul de la platine, laquelle se place alors en face de la *crista basilaris* et s'oriente vers l'avant dans une position devenue fonctionnelle. D'autre part, la fenêtre ovale se situe maintenant en arrière de la masse de la capsule otique, au fond d'un petit cratère, ce qui pourrait améliorer l'audition en évitant une perte des vibrations. Il faut noter que la réduction de la partie cochléaire, remarquable chez *Sanzinia*, se retrouve chez tous les Ophidiens.

LES OS DE MEMBRANE

Le prémaxillaire

Les prémaxillaires sont soudés dès les premiers stades embryonnaires en un os impair chez tous les Ophidiens (Pringle, 1954). Cet os acquiert avec les Vipéridés une grande importance puisqu'il occupe toute la partie antérieure du crâne et du palais. Il ne porte en général pas de dents, sauf chez le *Python*. Bien séparé du maxillaire chez les Elapidés et les Vipéridés, il s'articule avec celui-ci par une projection latérale chez *Dasypeltis*, *Lamprophis*, *Natrix*, *Xenopeltis*. Prémaxillaire et maxillaire sont alignés et soudés chez *Sanzinia*.

Source : MNHN, Paris

Le maxillaire

Le maxillaire est l'os dermique dont la forme varie le plus dans l'ensemble des Ophidiens. Il porte de nombreuses dents bien développées, sauf chez *Leptotyphlops* et quelques Elapidés. Horizontal, allongé et fixe chez les Boïdés et les Colubridés, il se raccourcit avec les Vipéridés, pouvant alors se redresser à la morsure grâce à la poussée de l'ectoptérygoïde ; pourtant ce mouvement est incomplet chez les Elapidés où l'os est trop solidement attaché au préfrontal.

Les nasaux

Les nasaux, très importants chez *Sanzinia*, recouvrent toute la partie ethmoïdienne du crâne de l'animal et leur portion médiane, allongée jusqu'à l'extrémité postérieure de la capsule nasale, s'enfonce dans le sillon du toit cartilagineux de celle-ci. Ils s'articulent vers l'arrière avec les frontaux et les pariétaux. Très réduits, au contraire, chez les Colubridés, les Dasypeltidés, les Vipéridés et les Elapidés, ils n'atteignent pas les frontaux. Pringle note que chez *Causus* les nasaux s'ossifient chacun à partir de deux centres.

Les septomaxillaires

Le septomaxillaire, os dermique de forme complexe, se situe entre le sac olfactif de l'organe de Jacobson ; long, chez *Lamprophis*, *Dasypeltis*, *Causus* (Pringle, 1954), il s'étend de la paroi latérale de la capsule jusqu'au septum médian, et du prémaxillaire au frontal ; chez *Hemachatus* il est plus court. La projection postéro-latérale du septomaxillaire soutient la *concha* nasale et la projection postéro-médiane atteint en général le niveau de la *fenestra advehens*. Ce n'est pas le cas de *Sanzinia* où cet os, n'ayant pas de facette articulaire avec le frontal, ne joue pas un rôle dans la charnière qui assure la flexion mésocinétique de la région ethmoïdienne. Cette flexion permet aux Vipéridés de soulever entièrement la capsule nasale pendant la morsure.

Chez *Sanzinia*, comme chez *Hemachatus*, seul le nasal s'articule avec le frontal tandis que chez *Lamprophis*, le septomaxillaire participe à cette articulation autant que le nasal dont le rôle diminue avec *Dasypeltis* et *Causus*.

Le préfrontal

Le préfrontal dessine le bord de l'orbite et recouvre la paroi postérieure de la capsule nasale. Chez *Sanzinia* il est situé au-dessous de l'énorme crête latérale du frontal et envoie une large expansion mésiale au-dessus de l'encéphale.

Il est, en général, dédoublé vers l'arrière par une projection latérale parfois très allongée comme chez *Sanzinia* où, courant au-dessous de l'orbite vers le maxillaire, elle atteint le niveau de l'articulation avec le palatin.

Source : MNHN, Paris

La hauteur du préfrontal augmente avec les Ophidiens spécialisés dans la morsure et son bord antérieur s'arrondit pour faciliter le redressement vers l'avant du maxillaire. PRINGLE, ayant étudié le développement du Vipéridé *Causus*, note que le préfrontal ne dépasse pas l'extrémité antérieure du frontal durant les premiers stades en raison de la courbure de la capsule nasale qui limiterait son ossification vers l'avant. Cependant, l'ossification de cet os commence chez *Sanzinia* à un niveau nettement antérieur par rapport à celui du frontal, malgré la flexion accentuée de la capsule nasale. Il contribue, avec le nasal, à la paroi latérale osseuse des organes olfactifs avant que le frontal ne joue ce rôle.

Chez *Natrix natrix*, le conduit lacrymo-nasal traverse le préfrontal tandis que le conduit de *Sanzinia* passe au-dessous de la masse principale de l'os, mais au-dessus de sa projection postérieure.

LE VOMER

Le vomer des Ophidiens (prévomer pour DE BEER) est un os pair qui s'ossifie suivant deux plans perpendiculaires ; sa portion médiane, verticale, est ventro-latérale par rapport au septum nasal ; sa portion horizontale se situe au même niveau que la palatin. Les deux parties tendent à se rejoindre dorsalement en formant un anneau autour de l'extrémité postérieure de l'organe de Jacobson. Le vomer participe toujours largement à la constitution de la capsule de cet organe.

La portion horizontale de l'os s'étale en large plateau chez *Typhlops*, *Leptotyphlops*, et *Xenopeltis*, où, chez ce dernier en particulier, elle participe avec le palatin et le cartilage hypochoanal à la constitution d'un palais secondaire au-dessous du canal naso-pharyngé. La portion horizontale du vomer de *Sanzinia* est peu importante et mince ; la portion verticale subsiste seule vers l'arrière ; comme le cartilage hypochoanal est situé beaucoup plus ventralement, il ne peut former un plateau avec cet os.

LE PALATIN

Les connexions du palatin avec les autres os du palais sont variables dans l'ensemble des Ophidiens. L'os a, en général, la forme d'une baguette porteuse de dents à sa portion antérieure. La partie postérieure du palatin de *Sanzinia* soutient la paroi latérale du profond sillon naso-pharyngé.

PRINGLE signale chez un Vipéridé, *Causus*, et un Elapidé, *Hemachatus*, une possibilité de glissement du palatin contre la face médiane du maxillaire tandis que le palatin d'un Colubridé comme *Lamprophis* s'attache au vomer et au maxillaire.

Chez *Typhlops* (SMIT, 1949) cet os touche le maxillaire et le vomer, et se relie lâchement au préfrontal, au frontal et au pariétal. Le palatin des Colubridés possède une aile médiane orientée vers le vomer qui manquerait à la plupart des Vipéridés.

L'aile postérieure du palatin est très peu développée chez *Sanzinia*, un sillon sépare cet os du maxillaire qui, par ailleurs, ne touche pas le vomer et se trouve ainsi latéralement isolé.

Source : MNHN, Paris

Le ptérygoide

Le ptérygoïde très allongé de *Sanzinia*, continue le palatin et s'attache par de nombreuses fibres ligamenteuses au carré qu'il ne dépasse pas vers l'arrière, contrairement à ce qui se produit chez les Vipéridés. Chez *Causus*, il s'articule sur une grande longueur avec l'ectoptérygoïde lui-même très allongé. De développement très précoce, il rejoint chez *Sanzinia*, la partie antérieure du carré dès le deuxième stade.

L'ectoptérygoide

Sanzinia possède un ectoptérygoïde très court, situé entre le ptérygoïde et l'extrémité postérieure du maxillaire, au niveau du *foramen magnum orbitale*. Très long chez les Vipéridés, il manque à *Typhlops* et *Leptotyphlops (= Glauconia nigricans)* (Brock, 1932).

Les frontaux

Les frontaux constituent la totalité de la boîte crânienne osseuse antérieure. La portion antérieure de chacun d'eux tend à former un anneau complet autour de chacun des lobes olfactifs. L'extension considérable des frontaux vers le bas constitue une des principales caractéristiques des Ophidiens. Ces os se replient ventralement et forment le plancher de la cavité crânienne. Dans la région qui précède le *foramen magnum orbitale* de *Sanzinia*, les frontaux descendent plus bas encore, de chaque côté des trabécules et du parasphénoïde médian et émettent latéralement une crête osseuse qui déborde largement au-dessus de l'orbite, où elle s'imbrique avec le préfrontal.

Les pariétaux

Les pariétaux, très nettement séparés des frontaux pendant le développement, se soudent ensuite à ceux-ci et la ligne de suture disparaît chez l'adulte, son emplacement n'étant plus marqué que par le *foramen magnum orbitale*.

La crête latérale des frontaux se poursuit en s'atténuant sur la face externe des pariétaux. Ceux-ci émettent de grandes extensions latérales orientées vers le bas qui, toutefois, ne participent pas à la constitution du plancher de la cavité crânienne comme le font les prolongements ventraux des frontaux. Ces extensions diminuent vers l'arrière et, plus postérieurement, elles sont remplacées par les capsules otiques. Les pariétaux se soudent l'un à l'autre dorsalement chez tous les Ophidiens sauf chez *Typhlops*. Le supra-occipital recouvre le bord postérieur de *Causus* tandis que ceux-ci passent au-dessus du supra-occipital chez *Sanzinia*.

Source : MNHN, Paris

Le supratemporal

Le supratemporal se situe entre les portions dorsales de la capsule otique et du carré et s'attache à la région postérieure du crâne uniquement par des ligaments. Le terme « supratemporal » est le plus employé pour désigner cet os (Thyng, 1906 ; De Been, 1937 ; Bellairs, 1951 ; Pringle, 1954), mais celui de « tabulaire » semble préférable à certains auteurs (Brock, 1932 ; Bogert, 1943). Parker, 1878, Hoffman, 1906, Peyer, 1912, utilisent le terme de « squamosal ».

Malgré la diversité des appellations, malgré les variations de taille et de formes à l'intérieur des Ophidiens, l'homologie de cet os dans les différentes familles ne peut être mise en doute.

Le supratemporal n'existe pas chez *Typhlops*; chez *Leptotyphlops* il ne se voit que sur coupes microscopiques (Brock, 1932). Court chez *Causus*, *Crotalus*, *Bitis*, le supratemporal est exceptionnellement long chez *Sanzinia*, dépassant de beaucoup l'extrémité postérieure de la boîte crânienne ; il s'oriente vers l'extérieur depuis son attache à la capsule otique et supporte latéralement l'énorme extension dorsale du carré.

LE CARRÉ

Le carré, d'origine enchondrale, est très long, orienté vers l'arrière et l'extérieur chez les Vipéridés. Il devient plus court chez les Boïdés. Celui de *Sanzinia* adopte une forme rectangulaire et se situe latéralement et loin en arrière de l'extrémité postérieure de l'arc occipital.

Le carré de tous les Ophidiens s'articule avec la columelle par l'intermédiaire d'un petit processus interne et, plus ventralement, avec la mâchoire inférieure ; il est enfin relié au ptérygoïde de la mâchoire supérieure par des fibres ligamenteuses.

DISCUSSION

Influence de la spécialisation sur le crâne des Ophidiens

Les variations observées dans la morphologie de certains éléments du crâne des Ophidiens présentent souvent des rapports étroits avec le mode de vie et plus précisément avec la spécialisation de la denture. Ainsi, chez les Vipéridés, plusieurs os se modifient en liaison avec l'existence de crochets venimeux à la partie antérieure et leur mode de fonctionnement au cours de la morsure. La spécialisation sera différente chez les Colubridés opistoglyphes puisque les crochets sillonnés s'implantent à l'arrière du maxillaire. Les Ophidiens boaeiformes, comme *Sanzinia*, sont par contre considérés comme des serpents primitifs du fait de l'absence de spécialisation de leurs dents, toutes semblables, qui ne montrent aucune tendance vers une transformation en crochets.

Les modifications en rapport avec le mode de vie intéressent particulièrement les os dermiques. Ceci apparaît nettement si l'on compare

Source : MNHN, Paris

le crâne de *Sanzinia* à celui d'un Vipéridé. Ainsi le prémaxillaire réduit de *Sanzinia* prend une certaine importance avec *Causus* et *Vipera*. Chez le Boïdé, le prolongement postérieur de cet os est soudé au maxillaire qui se trouve ainsi maintenu dans une position horizontale. Comme il n'existe ni contact, ni ligament, entre le maxillaire et le palatin, une poussée donnée au ptérygoïde de *Sanzinia* peut être transmise au palatin, mais ne peut atteindre le maxillaire. Chez les Vipéridés, au contraire, la poussée est transmise du palatin au maxillaire et provoque un redressement de ce dernier, dégageant ainsi les crochets vénimeux. Quand le maxillaire pivote, il glisse sur le bord antérieur — arrondi — du prefrontal qui sert de charnière et de point d'appui, ce qui explique son accroissement en hauteur et son raccourcissement tandis que le préfrontal plus allongé de *Sanzinia* émet un processus vers l'avant qui gênerait le mouvement du maxillaire si cet os n'était déjà immobilisé par sa soudure avec le prémaxillaire. Le maxillaire est plus épais et le ptérygoïde plus mince et plus long chez les Vipéridés que chez les serpents boaeiformes. L'allongement du ptérygoïde, du palatin et de l'ectoptérygoïde est lié à l'adaptation de la mâchoire à la morsure.

Le carré des Vipéridés est dirigé vers l'extérieur et dépasse l'arc occipital vers l'arrière. Sa partie antérieure est attachée par des ligaments au supratemporal, lui-même relié à la capsule otique. Son extrémité postérieure subit dans la morsure un déplacement vers l'avant lorsqu'il est sollicité par le ptérygoïde et ce mouvement entraîne avec lui toute la mâchoire inférieure. Chez *Sanzinia* le carré court et large, situé dans une position verticale, ne pourrait agir comme lame de ressort, ou comme levier, dans des déplacements brusques comme ceux que nécessite l'attaque avec les crochets des Vipéridés.

Le degré d'évolution d'un Ophidien est difficile à apprécier si l'on se fonde seulement sur les caractères du chondrocrâne, moins intéressé par la spécialisation que les os dermiques.

En comparant le chondrocrâne de *Sanzinia* à ceux de certains Ophidiens classés parmi les familles « spécialisées » d'après la forme de leurs os et de leurs dents, on constate que les régions orbito-temporale et otique sont sensiblement identiques tandis que la capsule nasale est l'ensemble le plus variable. Une fois son développement achevé, elle ne se modifie plus et les ossifications dermiques qui apparaissent tardivement n'exercent plus sur sa structure générale, qu'une influence secondaire, minime. La capsule nasale est très incomplète chez les Ophidiens à mâchoire supérieure très spécialisée, mais cette réduction de la structure cartilagineuse ne s'effectue pas d'une façon régulière et varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Ainsi la lame transversale antérieure paraît être d'autant plus courte et le cartilage de Jacobson d'autant plus libre, que le serpent est plus spécialisé, mais, par ailleurs, la soudure au septum nasal de la lame orbito-nasale allongée chez *Hemachatus* peut être aussi considérée comme indirectement liée à la spécialisation de cet Ophidien puisqu'elle semble compenser la fragilité de la capsule nasale. Dans cette capsule nous trouvons donc d'importantes réductions tandis que certains éléments, comme la lame orbito-nasale, se sont développés. Il faut enfin noter que le développement considérable des *processus alaris inferiore* des serpents « spécialisés » pourrait être lié à l'accroissement du prémaxil-

Source : MNHN, Paris

laire dans la région antérieure, qui, chez les Vipéridés, acquiert une grande importance.

Tentative de rapprochements avec les Sauriens

Les os du crâne des Boïdés et notamment de *Sanzinia* constituent un ensemble plus compact que le crâne des autres serpents, ce qui accentue la ressemblance de ces Ophidiens avec les Sauriens.

Le nombre des os du crâne est constant chez les Ophidiens. A l'exception de *Python* qui possède un postorbitaire réduit, ils sont dépourvus de jugal, de postorbitaire et de squamosal, os présents chez les Sauriens.

Les Lacertiliens, sont considérés jusqu'à présent comme les Sauriens les plus proches des Ophidiens, leurs chondrocrânes étant comparables par la morphologie générale des capsules nasales, par celle du plateau parachordal, par celle des fenêtres basicrânienne et hypophysaire. La *concha* nasale, le septum nasal et le cartilage ectochoanal existent dans les deux groupes où les organes olfactifs ont une structure générale peu différente.

Le chondrocrâne de *Sanzinia* et celui des Lacertiliens ont certains caractères communs qui ne se trouvent pas chez les autres Ophidiens :

— L'orientation des *cupolae anteriorae* ;

— La dimension réduite du *processus alaris inferior* ;

— La présence d'un nodule cartilagineux, vestige du cartilage paraseptal et la projection médiane, recourbée vers l'avant, de la lame orbito-nasale, projection qui représente la portion postérieure de ce cartilage paraseptal ;

— La constitution plus complète de la capsule cartilagineuse de l'organe de Jacobson ;

— L'absence du canal naso-pharyngé ;

— La présence d'un recessus extra-conchal latéral à la *concha* nasale ;

— L'existence, au deuxième stade, d'un processus basitrabéculaire ;

— La forme et la position du carré.

Le chondrocrâne d'un autre Ophidien, *Typhlops*, présente aussi des caractères communs avec celui des Lacertiliens, caractères qui n'existent pas chez les autres serpents ; les plus remarquables sont l'absence de cartilage hypochoanal, liée à la présence d'un processus sur la lame orbito-nasale dont l'homologie avec le processus maxillaire postérieur de *Lacerta* est d'ailleurs discutable, et l'existence d'un foramen apical — également discuté — dans la face antérieure de la capsule nasale. De tels caractères peuvent servir d'arguments dans un rapprochement entre les Ophidiens et les Lacertiliens mais sont insuffisants pour faire des Typhlopidés une famille intermédiaire entre les deux groupes, ou, simplement très primitive par rapport à l'ensemble des Ophidiens. En effet, les Typhlopidés sont extrêmement adaptés à la vie souterraine qui entraîne de nombreuses modifications dans les structures du crâne. Parmi ces transformations on note l'absence du supratemporal chez *Typhlops* (cet os est trés petit chez *Leptotyphlops*), la réduction de la

Source : MNHN, Paris

mâchoire inférieure, le retrait vers l'arrière du maxillaire, la séparation de la lame transversale antérieure d'avec le septum nasal (celle-ci étant confondue avec le cartilage de Jacobson et située très postérieurement), le recul de toute la capsule nasale comprimée et repoussée vers la région orbitaire.

Sanzinia ne présente pas de spécialisation, ni pour la morsure, ni pour la vie fouisseuse ou aquatique. La taille parfois importante de ses proies semble être le seul fait permettant d'expliquer certaines caractéristiques de son crâne, comme l'écartement remarquable des portions postérieures du palais.

— Le supratemporal est très allongé et orienté vers l'extérieur à partir de l'attache de sa portion antérieure avec la capsule otique ; le carré qui s'appuie contre sa portion postérieure se trouve donc très éloigné de la boîte crânienne, ce qui contribue à l'élargissement postérieur de la tête de *Sanzinia*. Pourtant cet élargissement, qui facilite le passage de grosses proies, est plus marqué chez cet animal que chez d'autres serpents qui cependant avalent parfois des proies de tailles supérieures. Il n'est donc pas étroitement lié au mode de nutrition et peut être considéré comme une particularité de l'espèce.

— Hormis l'écartement postérieur, les os minces et libres de toute attache latérale qui constituent les mâchoires, facilitent la distension du palais de *Sanzinia*, comme le favorise aussi le profond sillon naso-pharyngé, caractère propre à cette espèce. En effet, ce sillon remplace le canal naso-pharyngé existant en général chez les Ophidiens, canal dont l'écrasement peut limiter le passage de grosses proies dans la cavité buccale.

Considérations sur l'origine des Ophidiens

La paléontologie n'apporte pas de documents susceptibles d'éclaircir d'une manière satisfaisante le problème de l'origine des Ophidiens. Ces documents sont également insuffisants pour permettre de dégager de véritables relations phylétiques à l'intérieur de l'ordre des Ophidiens. On est donc réduit aux hypothèses qui ne reposent que sur la morphologie et l'embryologie des formes actuelles.

Brock (1932) considère que les serpents fouisseurs comme *Typhlops* et *Glauconia (Leptotyphlops)* représentent des formes intermédiaires entre les lézards fouisseurs et les autres serpents. Après avoir étudié quelques embryons d'*Acontias meleagris*, Brock souligne un certain nombre de ressemblances existant entre ce scincomorphe et les Ophidiens ; elle établit également une comparaison avec d'autres Reptiles fouisseurs comme les Lacertiliens anguimorphes et les Amphisbaeniens. La réduction de la portion interorbitaire du chondrocrâne constitue la ressemblance la plus frappante entre ces différents groupes. Ainsi, chez *Acontias*, ne subsistent que le processus basitrabéculaire, l'épiptérygoïde, un petit cartilage supraseptal et une ébauche de *taenia marginalis* tandis que l'épiptérygoïde et le processus basitrabéculaire n'existeraient pas chez *Amphisbaena*.

Source : MNHN, Paris

Cette dégénérescence de la région orbito-temporale du chondrocrâne chez les formes fouisseuses s'accompagne du développement considérable d'expansions latérales des frontaux et des pariétaux, phénomène de compensation retrouvé chez les Ophidiens.

Pour Brock, il n'existe pas de différences appréciables entre les lézards fouisseurs et les Typhlopidés. *Typhlops* serait donc un intermédiaire, opinion difficilement admissible puisque, comme il a été dit plus haut, ce serpent manifeste par de nombreux traits un haut degré de spécialisation.

Il est peu vraisemblable aussi que les Lacertiliens déjà très spécialisés et parfaitement adaptés à un certain mode de vie, aient pu donner naissance à une nouvelle lignée évolutive. D'autre part, les ressemblances soulignées par Brock entre les Ophidiens et les Amphisbaeniens sont difficilement interprétables, car on ignore la place occupée par ces reptiles en l'absence de documents paléontologiques et d'étude embryologique du groupe.

D'autres auteurs comme Walls (1940) s'appuyant sur les travaux de Mahendra (1938) et Bellairs (1949) ont repris l'hypothèse du milieu souterrain en tant que milieu d'origine des Ophidiens sans considérer toutefois les Typhlopidés comme des intermédiaires entre les Lacertiliens et cet ordre, mais comme de simples relictes d'un plus vaste peuplement souterrain originel. Walls tente d'expliquer ainsi la différence qui existe entre l'œil des Sauriens et celui des Ophidiens, les ancêtres de ces derniers auraient eu des yeux semblables à ceux des Sauriens, ces yeux auraient dégénéré du fait de la vie fouisseuse. Le retour à la lumière des véritables Ophidiens aurait provoqué une régénération des organes visuels accompagnée de diverses substitutions dans la structure interne de ces organes. Cette théorie suppose un retour en arrière dans l'évolution de l'œil. Il faut noter par ailleurs qu'elle sous-entend un retour à la vie souterraine pour les serpents fouisseurs actuels dont les yeux, plus petits que ceux des serpents à vie épigée, présentent une structure identique. Et, comme l'a noté Hoffstetter (1961) il faudrait aussi envisager la régénération de divers autres organes lors de l'arrivée des serpents primitifs à la lumière, « en particulier la régénération des hypapophyses (ou hypocentres d'origine indépendante) qui ne peuvent réapparaître après avoir été perdues par le groupe ».

CONCLUSION

Sanzinia ne peut fournir aucun renseignement sur le milieu d'origine des Ophidiens. Il ne présente pas de caractère qui marquerait une adaptation antérieure à un milieu différent de son milieu actuel. Cependant, son chondrocrâne manifestant un plus grand nombre de traits primitifs que celui des serpents fouisseurs étudiés jusqu'à présent, il y aurait plus de raisons de considérer *Sanzinia* comme un témoin relictuel proche de la souche ophidienne que *Typhlops*. Mais cela ne nous renseigne pas sur le phénomène qui est à l'origine des grandes modifications subies par le groupe des Ophidiens.

Le chondrocrâne de *Sanzinia* peut toutefois fournir quelques indi-

Source : MNHN, Paris

cations sur le chondrocrâne originel qui aurait, notamment, une structure platybasique bien que certains auteurs considèrent cette condition des Ophidiens comme une modification secondaire du type tropibasique de tous les autres Reptiles.

En effet, les vestiges de racines préoptiques qui forment, chez le jeune embryon de ce Boïdé, un double septum interorbitaire, représentent le souvenir d'une structure existant aussi chez les Amphibiens et chez *Megalichthys* (Crossoptérygien), structure qui ne persiste pas dans l'ensemble des Sauropsidés.

Les Ophidiens seraient ainsi les descendants directs d'un groupe souche de vertébrés au chondrocrâne platybasique. Cette souche paraît être commune aux Ophidiens et aux Sauriens, ceux-ci ayant subi une évolution sensiblement parallèle qui expliquerait les nombreuses ressemblances existant entre les deux groupes. Des vestiges de plusieurs caractères Sauriens retrouvés chez *Sanzinia* ont disparu chez la majorité des serpents étudiés, en particulier la *zona anularis*, le cartilage paraseptal et le processus ptérygoïdien du palato-carré. D'autre part, l'hypothèse d'une séparation très ancienne des groupes permettrait d'expliquer la présence, chez les Ophidiens, de structures originales importantes, telles que le cartilage hypochoanal et le « latérosphénoïde » ; il en serait de même pour l'oreille moyenne dont la columelle, de forme remarquablement constante à l'intérieur du groupe, est une réalisation unique chez les Reptiles.

Il paraît difficilement admissible qu'un groupe comme celui des Ophidiens résulte d'une simple spécialisation des Sauriens dont la structure reptilienne était déjà entièrement réalisée et que cet ensemble ait pu par la suite s'adapter et se répandre aussi largement. Cette remarquable puissance d'adaptation à des milieux biologiques très divers semble être plutôt la conséquence d'une évolution indépendante de celle des Sauriens.

Enfin, comme l'a noté Hoffstetter (1961) à propos des serpents groupés dans la sous-famille des Boïnés, serpents qui occupent des régions aussi diverses que l'Amérique tropicale, Madagascar et les îles mélanésiennes, « cette répartition est difficilement explicable s'il s'agit bien d'un groupe naturel ». Il semble, en effet, a priori arbitraire d'avoir rangé *Sanzinia* parmi les Boïnés pour la simple raison qu'il ne possède pas l'os postorbitaire et les dents sur le prémaxillaire qui existent chez les Pythoninés. On serait tenté de considérer *Sanzinia* — genre monospécifique propre à Madagascar où l'ensemble de la faune présente de nombreuses particularités en rapport avec l'isolement de l'île — comme apparenté plus directement aux représentants anciens de la famille des Boïdés qui fut largement répandue à la fin du Crétacé.

Il serait, par conséquent, particulièrement souhaitable d'entreprendre une étude anatomique approfondie du genre, de façon à en déterminer les affinités systématiques. De même une étude du développement d'autres Boïnés permettrait de vérifier s'ils possèdent, comme *Sanzinia*, des vestiges du chondrocrâne originel et préciserait leur position par rapport à ce genre.

Laboratoire d'Histologie et d'Anatomie Comparées,
Faculté des Sciences, Paris.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ALBRIGHT (R. T.) et NELSON (E. M.), 1959. — Cranial Kinetics of the Generalized Colubrid Snake *Elaphe obsoleta quadrivitta*. *J. Morph.*, 105 : 193.

ANGEL (F.) et ROCHON-DUVIGNEAUD (A.), 1911. — Les divers types de paupières des Sauriens et des Ophidiens. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 13 : 517.

ANGEL (F.) et ROCHON-DUVIGNEAUD (A.), 1912. — Contribution à l'étude des yeux chez les Sauriens et Ophidiens fouisseurs : première note, *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, 14 : 163 ; deuxième note, *Ibid.*, 14 : 255.

ANTHONY (J.), 1956. — Essai sur l'évolution anatomique de l'appareil venimeux des Ophidiens. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, (11) 17 : 5.

BÄCKSTRÖM (K.), 1931. — Rekonstruktionsbilder zur Ontogenie des Kopfskelets von *Tropidonotus natrix*. *Acta Zool. Stockh.*, 12 : 83.

BELLAIRS (A. d'A.) et BOYD (J. D.), 1947. — The Lachrymal Apparatus in Lizards and Snakes. *Proc. Zool. Soc., Lond.*, 117-81.

BELLAIRS (A. d'A.), 1949. — Orbital Cartilages in Snakes. *Nature, Lond.*, 163 : 106.

BELLAIRS (A. d'A.), 1949. — Morphology of Anterior Brain of Sauropsida with a Consideration of the Origin of the Snakes. *J. Linn. Soc. Lond.*, 41 : 489.

BELLAIRS (A. d'A.), 1949. — Observations on the Snout of Varanus and a Comparison with that of Other Lizards and Snakes. *J. Anat. Lond.*, 83 : 116.

BELLAIRS (A. d'A.) et BOYD (J. D.), 1950. — The Lachrymal Apparatus in Lizards and Snakes : deuxième note, *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 120 : 269.

BELLAIRS (A. d'A.) et UNDERWOOD (G.), 1951. — Origin of Snakes. *Biol. Rev.*, 26 : 193.

BORN (G.), 1879. — Die Nasenhöhlen und der Thranennasengang der amnioten Wirbeltiere : première note, *Morph. Jb.*, 5 : 62 ; deuxième note, 1879, *Ibid.*, 5 : 401 ; troisième note, 1883, *Ibid.*, 8 : 188.

BOULENGER (G. A.), 1893-96. — *A Synopsis of the Snakes in the British Museum* (Natural History). I, II et III. London.

BROCK (C. T.), 1929. — On the Development of the Skull of *Leptodeira holemboia*. *Quarl. J. micr. Sci.*, 73 : 289.

BROCK (G. T.), 1932. — The Skull of *Leptolyphlops (Glauconia) nigricans*. *Anat. Anz.*, 73 : 199.

BROCK (G. T.), 1939. — The Cranial Muscles of the Gecko and Comparison in the Other Gnathostomes. *Proc. Zool. Soc., Lond.*, (B) 108 : 735.

BROCK (G. T.), 1941. — The Skull of *Aconlias meleagris*, with a Study of the Affinities between Lizards and Snakes. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 41 : 71.

BRUNER (H. L.), 1907. — On the Cephalic Veins and Sinuses of Reptiles, with a Description of a Mechanism for Raising the Venous Blood-pressure in the Head. *Amer. J. Anat.*, 7 : 1.

DE BEER (G. R.), 1926. — Studies on the Vertebrate Head. II. The Orbitotemporal Region of the Skull. *Quarl. J. Sci.*, 70 : 263.

DE BEER (G. R.), 1937. — *The Development of the Vertebrate Skull*. Oxford.

GADOW (H.), 1901. — The Evolution of the Auditory Ossicles. *Anat. Anz.*, 19 : 396.

GAUPP (E.), 1900. — Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. *Arb. anat. Inst., Wiesbaden (Anat. Hefte)*, 15 : 435.

GAUPP (E.), 1902. — Über die *Ala temporalis* des Saügerschädels und die *regio orbitalis* einige anderen Wirbeltierschädel. *Arb. Anat. Inst. Wiesboden*, 19 : 159.

GAUPP (E), 1906. — Die Entwicklung des Kopfskeletles. *Hertwigs Handb. d. vergl. u. exp. Entw. d. Wirbel., Jena*, 3 : 573.

GAUPP (E.), 1911. — Beiträge zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbeltiere. Première note : Der Processus anterior (Folii) des Hammers der Saüger und das Goniale der Nichtsaüger, *Anat. Anz.*, 39 : 97 ; deuxième note : Die Zusammensetzung des Unterkiefers der Quadrupeden, *Anat. Anz.*, 39 : 433.

GOODRICH (E. S.), 1915. — The Chorda tympani and the Middle Ear in Birds, Reptiles and Mammals. *Quarl. Journ. Micr. Sc.*, 61 : 137.

GOODRICH (E. S.), 1930. — *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*. Macmillan, London.

GRODZINSKI (Z.), 1928. — Développement du système sanguin chez la couleuvre, *Tropidonotus natrix*. *Mém. Acad. Pol. Sc. et Let.*, 1 : 1.

GUIBÉ (J.), 1949. — Révision des Boïdés de Madagascar. *Mém. Inst. Scient. Madag.*, Sér. A, 3, n° 1 : 95.

HAAS (G.), 1930. — Uber des Kopfskelets und die Kiefermuskulatur der Typhlopiden und Glauconiiden. *Zool. Jb. Abt.*, 2, 52 : 1.

HOFFMANN (C. K.), 1890. — « Reptilien » *in* Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, Abt. 3, 6 : 1401.

HOFFSTETTER (R.), 1962. — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. *Coll. Inter. du CNRS*, Paris, 104 : 243.

Source : MNHN, Paris

MALAN (M. E.), 1940. — Cranial Anatomy of the Genus *Gerrhosaurus*. *S. afr. J. Sci.*, 37 : 193.
MALAN (M. E.), 1946. — Contributions to the Comparative Anatomy of the Nasal Capsule and the Organ of Jacobson of the Lacertilia. *Ann. Univ. Stellenbosch*, 24 A : 69.
MERTENS (R.), 1955. — Studien über die Reptilienfauna Madagaskars. I. Beobachtungen an einigen madagassischen Reptilien im Leben. *Zool. Gat. Lpz.*, 22 : 57.
MOLLER (W.), 1905. — Zur Kenntnis der Entwicklung des Gehörknöchelchens bei der Kreuzotter und der Ringelnatter nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schlangen. *Arch. mikr. Anat.*, 65 : 439.
OKAJIMA (K.), 1915. — Beitrage zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Gehörknöchelchens bei den Schlangen. *Anat. Hefte*, Abt. I, 53 : 325.
PARKER (W. K.), 1879. — On the structure and Development of the Skull in the Commun Snake *(Tropidonotus natrix)*. *Phil. Trans.*, 170 : 595.
PARSONS (T. S.), 1959. — Studies on the Comparative Embryology of the Reptilian Nose. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 120 : 103.
PEYER (B.), 1912. — Die Entwicklung des Schädelskeletes von *Vipera aspis*. *Morph. Jb.*, 44 : 563.
PIVETEAU (J.), 1954. — Le problème du crâne. *In* GRASSÉ (P. P.), *Traité de Zoologie*, 12 : 553, Masson, Paris.
PRINGLE (J. A.), 1954. — The Cranial Development of Certain South African Snakes and the Relationship of these Groups. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 123 : 813.
RATHKE (H.), 1839. — *Entwicklung der Natter*. Königsberg.
RICE (E. L.), 1920. — The Development of the Skull in the Skink, *Eumeces quinquelineatus* L. The Chondrocranium. *J. Morph.*, 34 : 119.
SHINO (K.), 1914. — Studien zur Kenntnis des Wirbeltierkopfes. I. Das Chondrocranium von *Crocodilus* mit Berücksichtigung der Gehirnnerven und der Kopfgefässe. *Anat. Hefte*, 50 : 257.
SMIT (A. L.), 1949. — Skeldelmorfologie en-Kinese van *Typhlops delalandii* (Schlegel). *S. afr. J. Sci.*, 4 : 117.
SULTER (M. M.), 1962. — A Contribution to the Cranial Morphology of *Causus rhombeatus* with special Reference to Cranial Kinesis. *Ann. Univ. Stell.*, Ser. A. I : 1.
THYNG (F. W.), 1906. — Squamosal Bone in Tetrapodous Vertebrata. *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, 32 : 387.
TSCHEKANOWSKAJA (O. V.), 1936. — (Développement du crâne de *Tropidonotus natrix*). *Arch. Russ. Hist. Embryol.*, 15,3 : 3.
VERSLUIJS (J.), 1912. — Das Streptostylie-Problems und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden. *Zool. Jb.*, Suppl. 15, 2 : 545.
VERSLUIJS (J.), 1936. — *Kranium und Visceralskelet der Reptilien*. Bolk-Gopperlsches Handbuch des vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd 4. Urban und Schwarzenberg, Berlin.
WALLS (G. L.), 1942. — The Vertebrate Eyes and its Adaptative Radiation. *Cranbrook Institute of Science*, 19 : 785.

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 207
ABRÉVIATIONS 208

Première partie : Description

Premier stade 210
Deuxième stade 213
Troisième stade 217
CONCLUSION DE LA PREMIÈRE PARTIE 220

Deuxième partie : Problèmes d'anatomie crânienne

LA CAPSULE NASALE

Le septum nasal 221
Les *cupolae anteriorae* 221
La lame orbito-nasale 222
Le cartilage paraseptal 223
La *zona anularis* 224
L'organe de Jacobson 224
Le cartilage hypochoanal 225
La région postérieure de la capsule nasale 226
1. — Les chambres olfactives 226
2. — Le développement de la glande nasale 226
3. — Le développement de la *concha* nasale 226
4. — Le développement de la paroi postérieure de la capsule nasale 227
5. — Les facteurs responsables de la formation de la *concha* nasale 230

LA RÉGION INTERORBITAIRE 230

Les cartilages supra-trabéculaires 231
Premier stade 231
Deuxième stade 232
Les nodules sub-trabéculaires 234
Le processus basitrabéculaire 234
Le problème de l'épiptérygoïde 235

LA RÉGION AUDITIVE ET POSTÉRIEURE DU CHONDROCRÂNE

Le développement de la columelle et de la platine 238
Le problème de l'origine de la columelle 238
La columelle et son articulation avec le carré 239
Détermination des os optiques et occipitaux 243
Le plancher de la cavité crânienne 245

Troisième partie et Conclusion

LE CHONDROCRÂNE DANS L'ENSEMBLE DES OPHIDIENS

La capsule nasale 246
La région orbito-temporale 248

Source : MNHN, Paris

Le plateau parachordal 248
La capsule otique et la columelle 249
Les os de membrane 249
Le carré 253
Discussion :
Influences de la spécialisation sur le crâne des Ophidiens 253
Tentatives de rapprochements avec les Sauriens 255
Considérations sur l'origine des Ophidiens 256
Conclusion 257

Bibliographie 259

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Printed in France Achevé d'imprimer le 13 septembre 1966

Pierre André imp., 3, Rue Leverrier, Paris 6e
Dépôt légal : 3e Trimestre 1966

Source : MNHN, Paris

CRÂNE DE *SANZINIA MADAGASCARIENSIS*

Planches

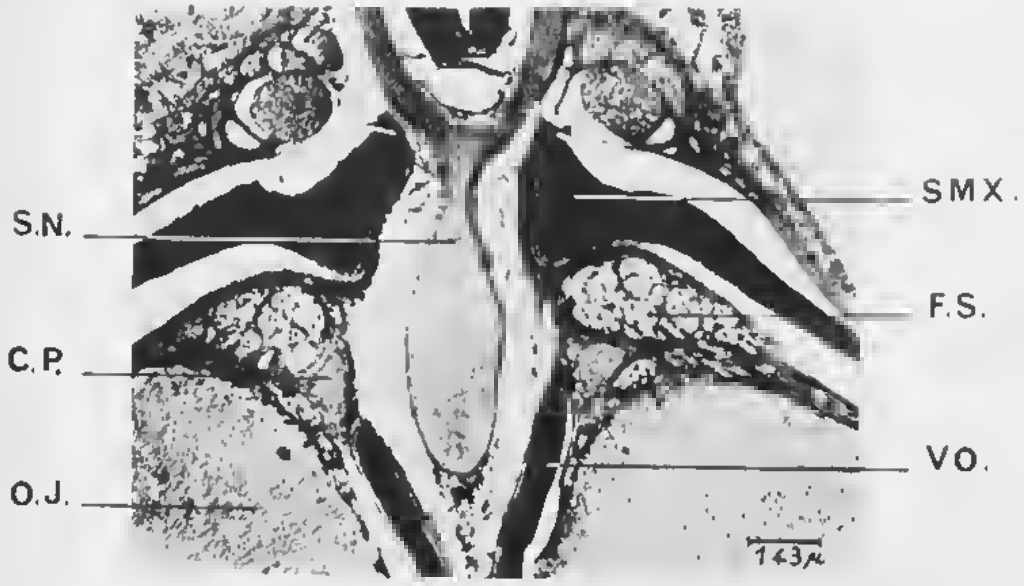
Source : MNHN, Paris

PLANCHE I

A. *(en haut)* — Troisième stade. Détail d'une coupe transversale de la capsule nasale au niveau du vestige de cartilage paraseptal.

B. *(en bas)* — Deuxième stade. Coupe transversale de la capsule nasale au niveau de la *zona anularis*.

Source : MNHN, Paris



CRÂNE DE *SANZINIA MADAGASCARIENSIS*

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATLE.

Source : MNHN, Paris

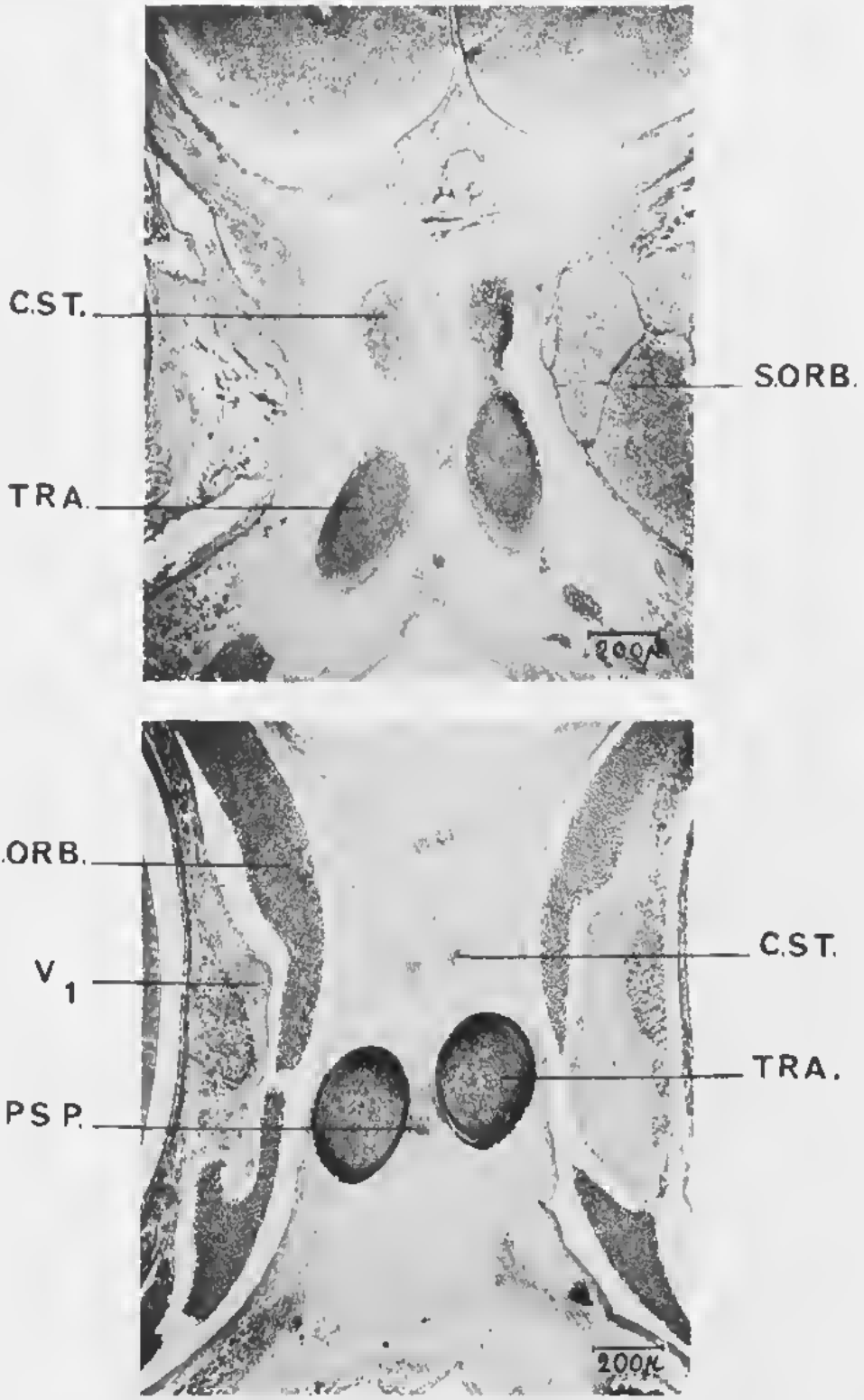
PLANCHE II

Coupes transversales au niveau des cartilages supra-trabéculaires.

A. *(en haut)* — Premier stade.

B. *(en bas)* — Deuxième stade.

Source : MNHN, Paris



CRÂNE DE *SANZINIA MADAGASCARIENSIS*

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

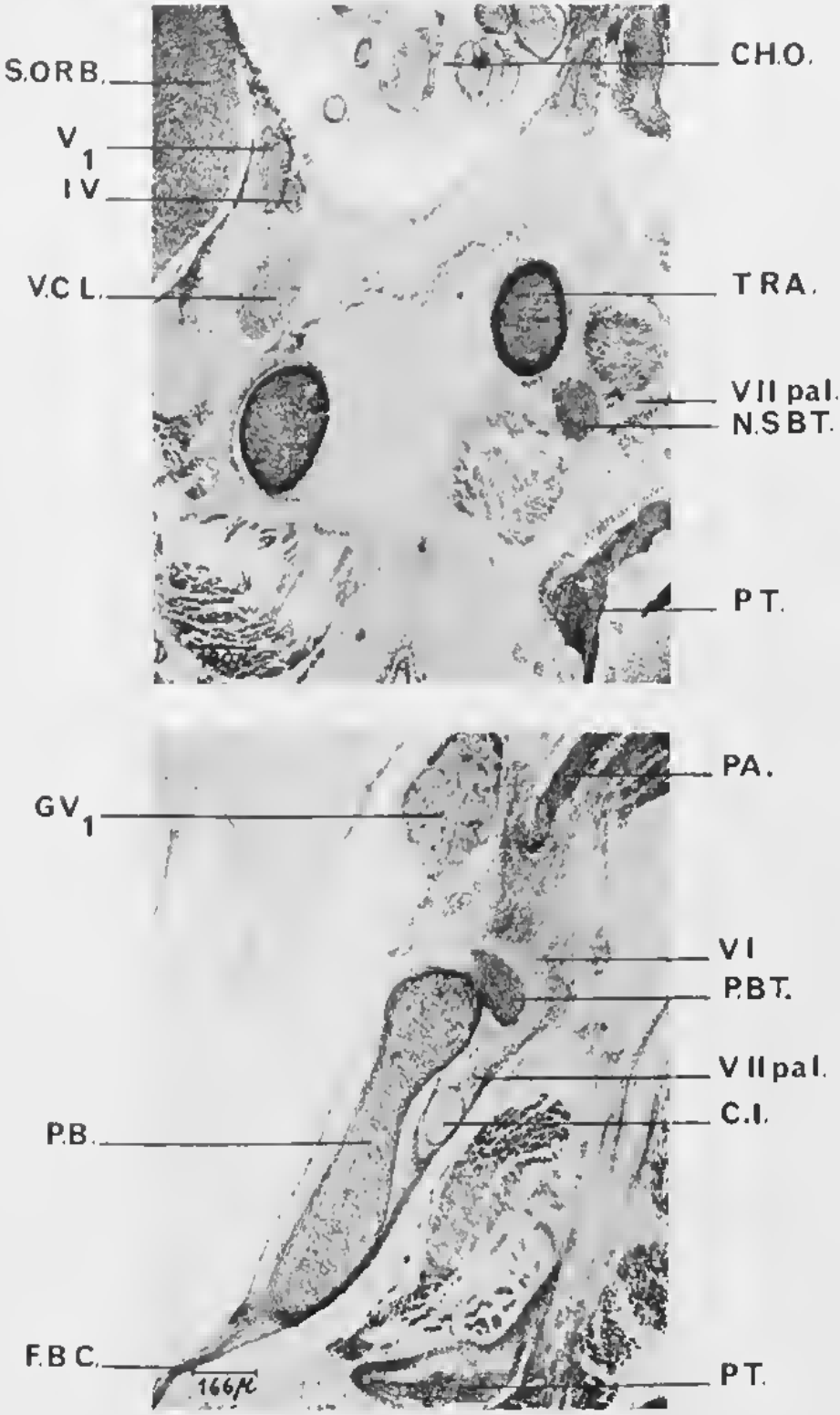
Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

A. *(en haut)* — Deuxième stade. Coupe transversale au niveau du nodule subtrabéculaire ou cartilage « ptérygoïdien ».

B. *(en bas)* — Deuxième stade. Coupe transversale au niveau de la fenêtre basicrânienne montrant le vestige d'apophyse basitrabéculaire.

Source : MNHN, Paris



CRÂNE DE *SANZINIA MADAGASCARIENSIS*

SIE DU MUSEUM D'HIST NATUR.

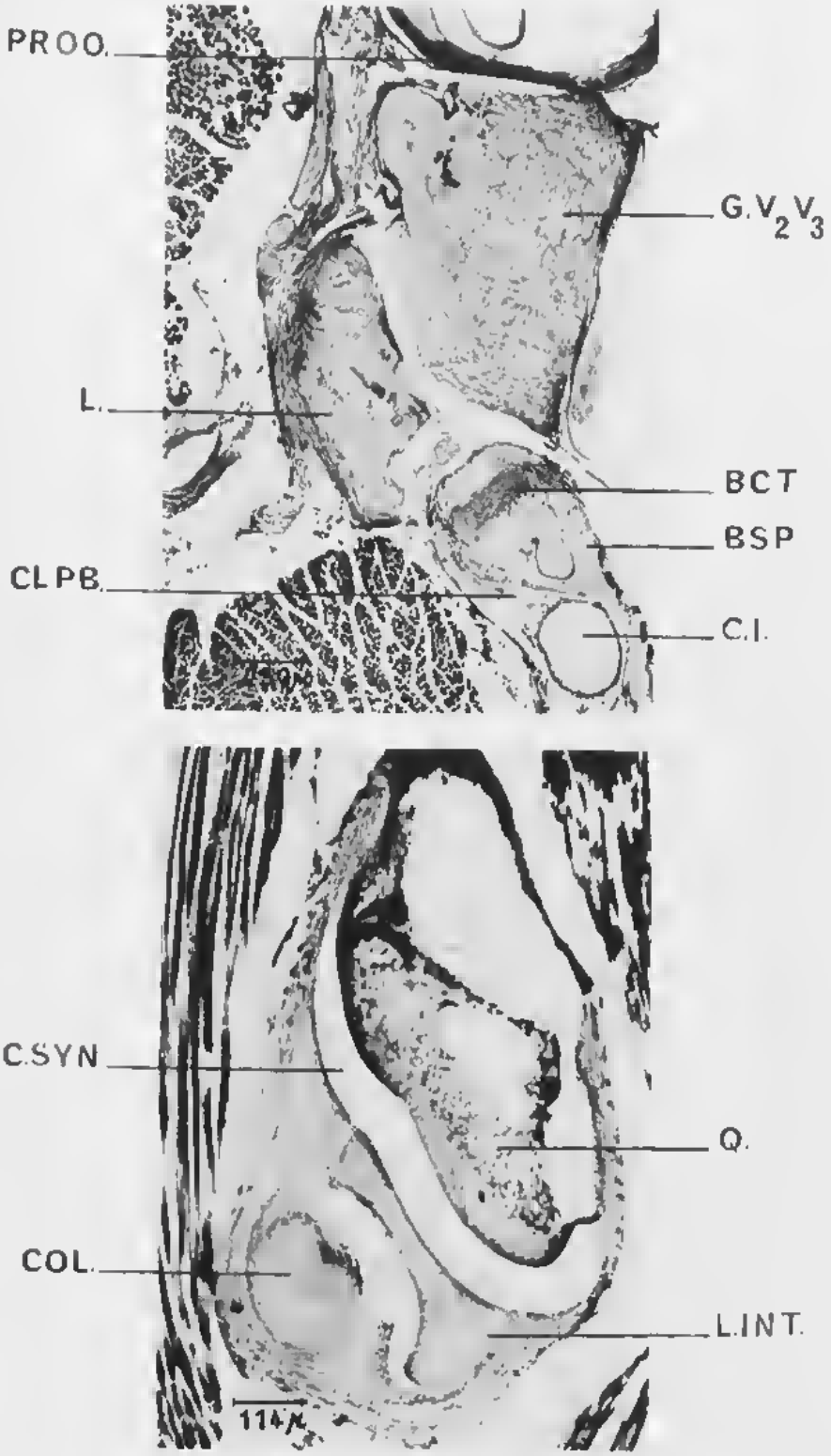
Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

A. *(en haut)* — Troisième stade. Détail d'une coupe transversale au niveau du « latérosphénoïde ».

B. *(en bas)* — Troisième stade. Coupe transversale au niveau de l'articulation de la columelle et du carré montrant la lamelle « intercalaire ».

Source : MNHN, Paris



CRÂNE DE *SANZINIA MADAGASCARIENSIS*

MUSEUM D'HIST. NATLE.

Source : MNHN, Paris

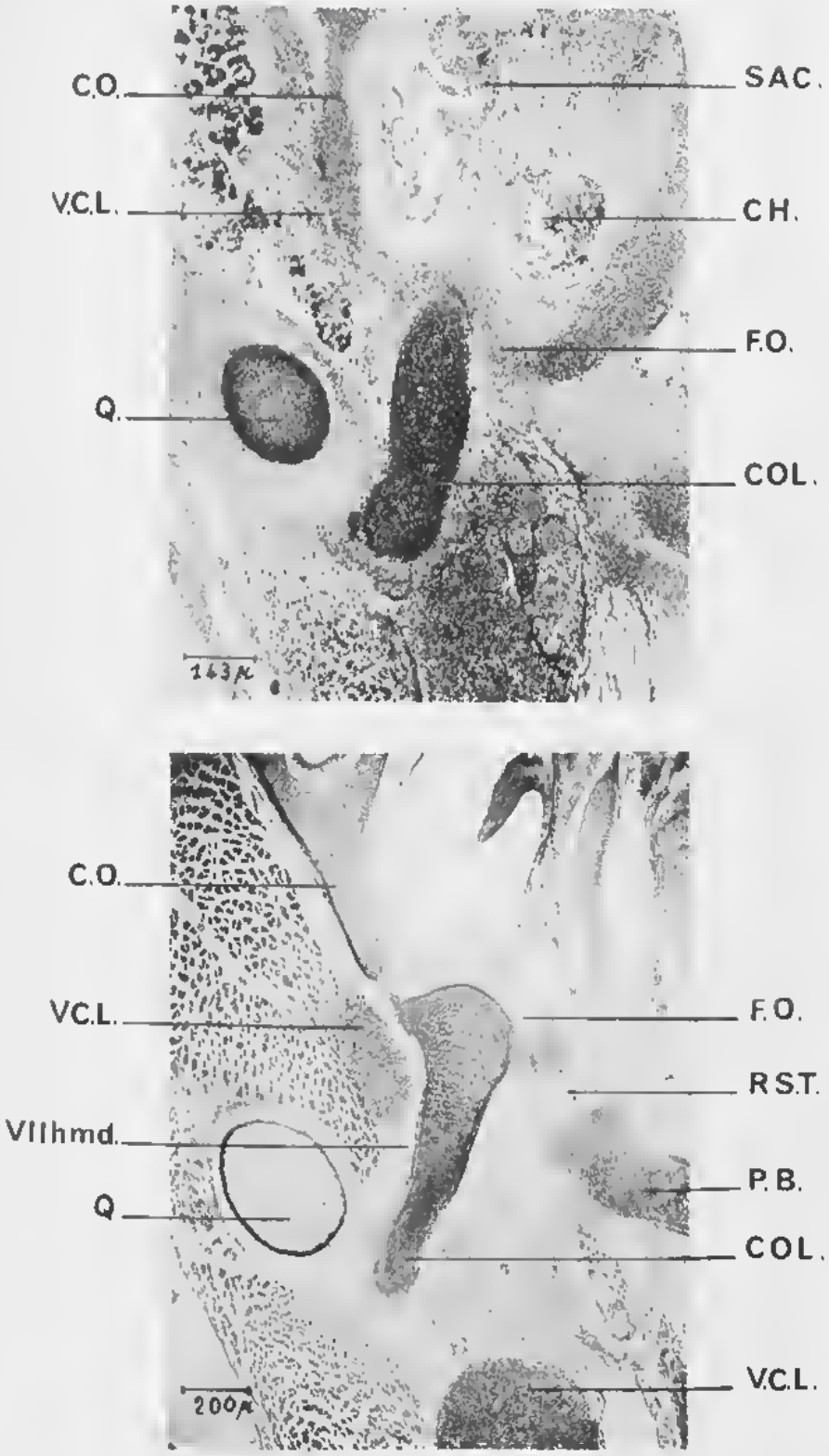
PLANCHE V

Coupe transversale au niveau de la columelle.

A. *(en haut)* — Premier stade.

B. *(en bas)* — Deuxième stade.

Source : MNHN, Paris



CRÂNE DE *SANZINIA MADAGASCARIENSIS*

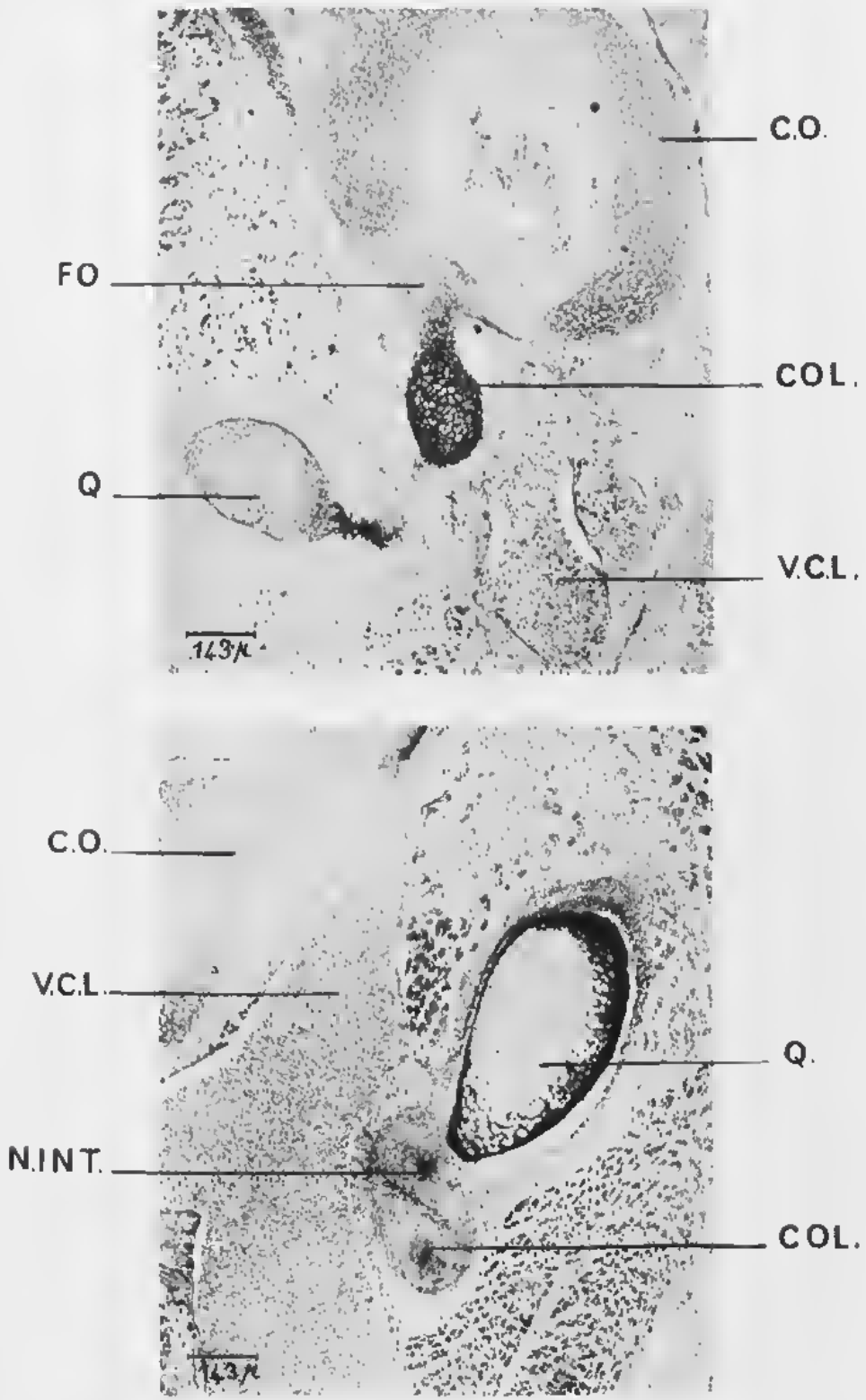
Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

A. *(en haut)* — Premier stade. Coupe transversale au niveau de l'articulation de la columelle et du carré.

B. *(en bas)* — Deuxième stade. Coupe transversale au niveau du nodule procartilagineux situé entre l'extrémité de la columelle et le carré.

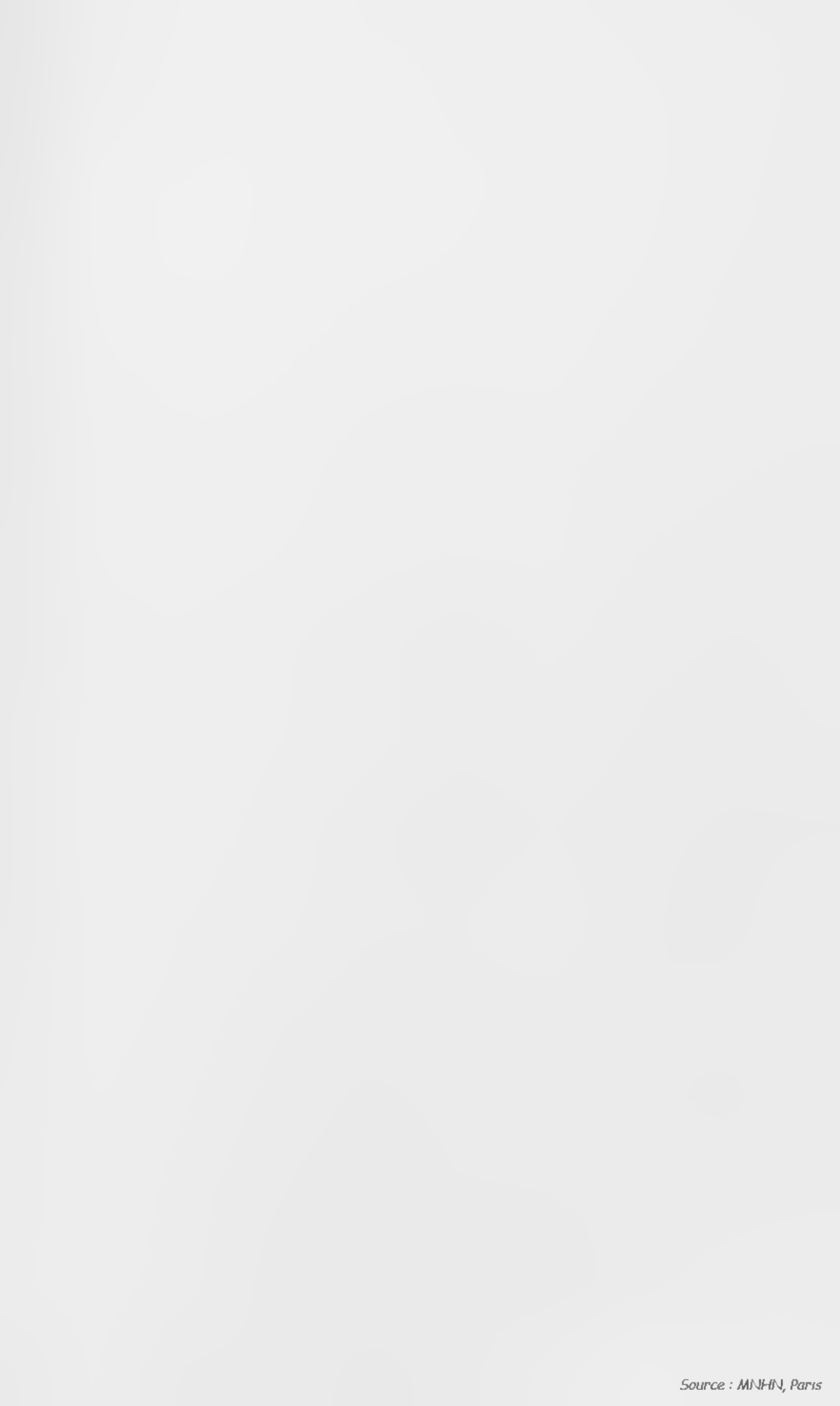
Source : MNHN, Paris



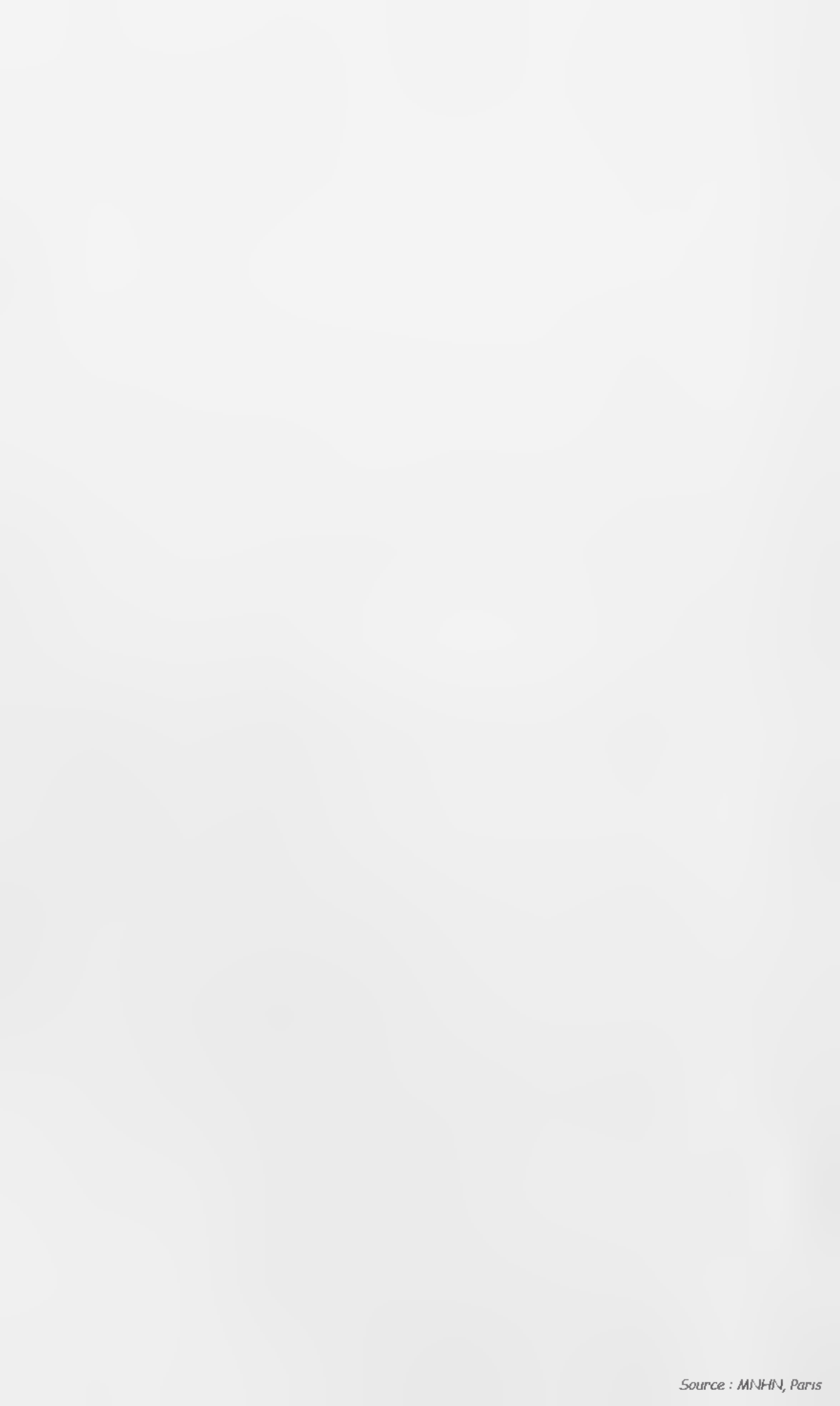
CRÂNE DE *SANZINIA MADAGASCARIENSIS*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris